Library
of
Arnold Arboretum

of

Harvard University

Paleo
B46e

Digitized by the Internet Archive
in 2018 with funding from
BHL-SIL-FEDLINK

https://archive.org/details/etudessurlafrondbert

Bertrand, P. 1909
La fronde des Zygoptéridées.

BOTANICAL LIBRARY
BIOLOGICAL LABORATORIES
DEC 4 19

N° D'ORDRE
17.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A la Faculté des Sciences de l'Université de Lille

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

PAUL BERTRAND,

PRÉPARATEUR DU MUSÉE HOUILLER DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

1re THÈSE. — ÉTUDES SUR LA FRONDE DES ZYGOPTÉRIDÉES.
2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 27 février 1909, devant la Commission d'examen.

MM. P. HALLEZ, *Président.*
R. ZEILLER, Inspecteur général des Mines
CH. BARROIS
H. RICOME
} *Examinateurs.*

LILLE
IMPRIMERIE L. DANEL.
1909

2343

56,780
November 27, 1970

BOTANICAL LIBRARY
BIOLOGICAL LABORATORIES
DEC 4 1934

N° D'ORDRE
17.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A la Faculté des Sciences de l'Université de Lille

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

PAUL BERTRAND,

PRÉPARATEUR DU MUSÉE HOUILLER DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

1re THÈSE. — ÉTUDES SUR LA FRONDE DES ZYGOPTÉRIDÉES.
2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 27 février 1909, devant la Commission d'examen.

MM. P. HALLEZ, *Président.*
R. ZEILLER, Inspecteur général des Mines
CH. BARROIS
H. RICOME
} *Examinateurs.*

LILLE
IMPRIMERIE L. DANEL.
1909

UNIVERSITÉ DE LILLE.

FACULTÉ DES SCIENCES.

	MM.	
Doyen	DAMIEN	Physique générale.
Assesseur	HALLEZ	Anatomie et Embryologie comparées.
Doyen honoraire	GOSSELET.	
Doyen honoraire, Professeur	DEMARTRES	Calcul différentiel et intégral.
Professeurs honoraires	HANRIOT.	
	WILLM.	
Professeurs	BERTRAND	Botanique.
	PETOT	Mécanique rationnelle et appliquée.
	BUISINE	Chimie appliquée.
	BARROIS	Géologie et Minéralogie.
	SWYNGEDAUW.	Physique et électricité industrielles.
	LEMOULT	Chimie générale.
	MALAQUIN	Zoologie générale et appliquée.
	CLAIRIN	Mathématiques générales.
Professeurs-adjoints	PÉLABON	Chimie générale.
	BOULANGER	Mécanique.
	DOUXAMI	Géologie.
Maitres de Conférences	FOSSE	Chimie générale.
	RICOME	Botanique.
	LERICHE	Paléontologie houillère.
	CARRUS	Mathématiques.
	PAILLOT	Physique.
	OLLIVIER	Id.
	PASCAL	Chimie appliquée.
Secrétaire	GUILLET.	

A la mémoire

de Maurice Hovelacque

En souvenir

de ses beaux travaux de Paléobotanique.

INTRODUCTION.

Les Fougères paléozoïques à structure conservee se répartissent dans deux grands groupes : celui des *Psaronius* ou *Pécopteridées*, et celui des *Botryoptéridées*.

Les *Psaronius*, très abondants dans le Permien et le Stéphanien, représentés par les *Megaphyton* dans le Westphalien, ont été rapprochés des Marattiales à cause des fructifications, que l'on observe à la face inférieure des frondes de *Pecopteris*. Il conviendrait de préciser cette parenté par une étude anatomique minutieuse des stipes et des frondes.

Le groupe des *Botryoptéridées*, ou mieux : des *Inversicaténales*, comprend en réalité trois familles ayant respectivement pour types les genres : *Zygopteris*, *Anachoropteris* et *Botryopteris*. Ce groupe, réduit d'abord aux quatre espèces de *Tubicaulis* signalées par Cotta dans ses *Dendrolithen*, semblait au début peu important. Il s'est accru insensiblement de nouveaux types, qui ont été décrits à mesure de leur découverte par Corda (les *Anachoropteris*), Unger (les *Clepsydropsis*), Gœppert, Renault (les *Botryopteris*, et plusieurs *Zygopteris*), Williamson (les *Zygopteris* des *lower coal measures*), etc.

Nous savons aujourd'hui, que les Inversicaténales ont compté de très nombreux représentants dans le Culm et le Westphalien, où elles ont dû jouer un rôle prépondérant. Elles se sont continuées jusque dans le Stéphanien et le Permien où nous trouvons les types les plus différenciés : *Zygopteris Lacattei*, *Z. primaria*, *Botryopteris forensis*, *Anachoropteris Decaisnei*, *Tubicaulis solenites*, etc.

Ce qui fait l'intérêt des Inversicaténales, c'est d'une part leur ancienneté, et d'autre part leur structure singulière profondément différente de celle des Fougères actuelles.

Les Inversicaténales sont en effet les Fougères à structure conservée, les plus anciennes que nous connaissions ; nous n'en connaissons pas d'autres dans le Culm ; elles y sont déjà abondantes et variées, alors que les *Psaronius* n'y ont pas encore été signalés ; c'est pourquoi, nous serions portés à les regarder comme les ancêtres des autres Fougères ; quelques auteurs les regardent même comme la souche commune des Fougères et des Phanérogames. Pourtant leur structure est si particulière, qu'elles semblent complètement isolées et privées de descendance.

Des trois familles d'Inversicaténales, celle des Zygoptéridées est actuellement la plus nombreuse, et c'est dans les frondes de Zygoptéridées que nous trouvons la structure la plus déconcertante. Ces frondes, au lieu d'avoir comme tous les appendices, un seul plan de symétrie, passant par l'axe du stipe, ont en général deux plans de symétrie rectangulaires et quatre files de ramifications. De plus leurs rachis secondaires ont une structure toute différente de celle des rachis primaires et il est arrivé fréquemment, qu'on a créé pour eux de nouvelles espèces : Williamson a appelé *Arpexylon* des pétioles, qu'il reconnut plus tard être des rachis secondaires de *Zygopteris duplex* ; le même auteur a appelé *Rachiopteris irregularis* les rachis secondaires du *Zygopteris bibractensis* Will.. Roche et Renault ont appelé : *Clepsydropsis*, *Archæopteris*, des pétioles qui étaient les rachis secondaires des *Diplolabis*. Renault a appelé d'abord *Zygopteris*, puis *Anachoropteris elliptica* des pétioles que nous avons reconnu être les rachis secondaires du *Z. Lacattei*. Enfin les rachis secondaires du *Clepsydropsis antiqua* ont passé inaperçus, jusqu'au jour où nous les avons découverts dans la collection de plaques minces de la Bergakademie à Berlin (Octobre 1907).

Les rachis secondaires des Zygoptéridées n'ont plus qu'un

seul plan de symétrie, mais ce plan passe par l'axe du rachis primaire, au lieu de passer par le stipe. Le rachis primaire ressemble donc bien plus à un *axe*, qu'à un *appendice*. De là les hésitations que l'on relève à chaque pas dans l'œuvre de Williamson et de Renault; le premier en parlant des Rachioptéridées employait indistinctement les termes de *stems* et de *petioles*; le second s'est demandé si le rachis primaire de certaines Zygoptéridées (les *Dineuron*) n'était pas un *stipe* et les rachis secondaires des *frondes* en disposition distique (*Bassin Houiller et Permien d'Autun et d'Epinac*, page 24). Il y a là un problème très troublant sur lequel la plupart des auteurs ont glissé, sans même le poser.

En fait nous ne pensons pas que personne ait jamais dit pourquoi il fallait lire une fronde de Zygoptéridée comme un appendice et non pas comme un axe. La vraie raison, c'est que l'on a trouvé à diverses reprises des frondes de Zygoptéridées encore attachées au stipe qui les portait (*Asterochlæna* d'abord, puis plus tard *Ankyropteris*), ou au moins groupées en demi-cercles, ce qui faisait prévoir l'existence d'un stipe peu éloigné (*Zygopteris*, *Clepsydropsis*, puis *Diplolabis*).

Pourtant, l'allure axiale des frondes de Zygoptéridées a frappé les auteurs anglais et l'un d'eux, M. A.-G. Tansley, s'est basé sur ce caractère pour édifier une théorie générale de l'origine de l'appendice chez les Filicinées (Novembre 1907).

A priori, on pouvait prévoir que les frondes de Zygoptéridées avec leur structure singulière auraient une importance capitale pour la classification. Il est curieux de constater que depuis Cotta, presque tous les auteurs semblent s'être ingéniés à déprécier les caractères fournis par ces frondes.

Le point de départ du présent travail a été l'étude du *Stauropteris oldhamia*. Cet organe découvert par Binney en 1872 et décrit plus tard par Williamson avait une structure très énigmatique ; on pouvait hésiter en le voyant entre des objets aussi dissemblables que : racine, stipe de Lycopodiacée,

stipe ou fronde de Fougère, voire même feuille de Cycadofilicinée.

La plupart des anatomistes avaient admis en définitive que c'était une fronde de Fougère ; mais le *Stauropteris oldhamia* n'avait pu être rapproché ni des Fougères actuelles, ni des deux groupes de Fougères paléozoïques, rappelés ci-dessus. C'est seulement dans ces dernières années, que sa parenté avec les Zygoptéridées fut soupçonnée par M. le Dr D.-H. Scott et par M. C.-Eg. Bertrand. M. le Dr D.-H. Scott, qui avait depuis longtemps pressenti le grand intérêt des Zygoptéridées, décrivit les sporanges de *S. oldhamia* et établit qu'ils offraient des caractères communs avec les sporanges de Zygoptéridées décrits autrefois par Renault.

Nous nous sommes proposé de préciser la position systématique du *Stauropteris oldhamia* en nous appuyant non plus sur les fructifications, mais sur l'anatomie de la fronde et sur son mode de ramification. La fronde est justement la partie du corps de la plante la mieux connue chez les Zygoptéridées. Les stipes ne sont connus, que dans trois genres : *Asterochlœna* et *Ankyropteris*, auxquels nous joignons maintenant *Tubicaulis*. Les fructifications sont également peu nombreuses et sont en général séparées de la plante, qui les a portées. Stipes et fructifications ne se prêtent pas à une comparaison générale entre tous les membres de la famille des Zygoptéridées. Au contraire la fronde est connue dans toutes les espèces signalées jusqu'ici ; il était tout indiqué de s'adresser à cet organe pour fixer la position systématique du *Stauropteris oldhamia*.

Nous avons été conduit à rapprocher le *Stauropteris oldhamia* du *Zygopteris bibractensis*, B. R., ou plutôt de sa variété westphalienne, décrite par Williamson. La fronde de cette espèce est bien connue par les figures qui en ont été publiées ; mais son mode de ramification, extrêmement curieux et caractéristique, n'avait jamais été décrit, ni figuré. Contrairement à ce qu'on aurait pu croire d'après les travaux de Renault et de Williamson, la situation du *Z.*

bibractensis par rapport aux autres Zygoptéridées, était donc tout à fait incertaine. Pour combler cette lacune, nous fûmes obligé d'étudier l'anatomie et le mode de ramification de la fronde chez le *Z. bibractensis* et les *Zygopteris* voisins, qui constituaient une partie de la section *Ankyropteris* de Stenzel, section que nous élevâmes au rang de genre.

De même, nous reconnûmes que les notions publiées jusqu'ici sur les frondes de Zygoptéridées étaient très imparfaites : le mode de ramification de ces frondes, très déconcertant comme nous l'avons dit, avait été négligé par tous les auteurs ; la classification proposée par Stenzel était manifestement insuffisante. C'est ainsi que de proche en proche nous fûmes amené à nous occuper de toutes les Zygoptéridées connues, à l'exception de l'*Asteropteris noveboracensis* de Dawson, et du *Botrychioxylon* du Docteur D.-H. Scott, sur lesquels nous n'avions que des données incomplètes.

Nous fûmes forcé d'aborder de front le problème de la ramification de la fronde, et nous réussîmes à montrer que les rachis secondaires de toutes les Zygoptéridées peuvent se lire comme les rachis primaires, malgré leur aspect très différent. Ayant passé en revue toutes ces frondes et ayant mis en évidence leurs caractères, il nous devint facile d'établir une nouvelle classification et d'indiquer la place qu'il convenait de donner aux genres *Ankyropteris* et *Stauropteris*.

Notre travail comprend donc trois parties :

La première est consacrée à l'étude de la fronde du *Stauropteris oldhamia* et de ses rachis de tous ordres ; nous montrons que tous ces rachis peuvent se lire de la même façon : qu'ils possèdent la même structure fondamentale. Nous montrons que sous le nom de *S. oldhamia*, Williamson a réuni deux espèces ; nous avons appelé la seconde : *S. burntislandica*, et nous indiquons ses caractères distinctifs. Pour que notre monographie du genre *Stauropteris* soit complète, nous avons cru bon de rappeler les caractéristiques

des sporanges, décrits antérieurement par M. le Dr D.-H. Scott.

La seconde partie est consacrée aux frondes du genre *Ankyropteris*. Nous insistons surtout sur la fronde de la variété westphalienne de l'*A. bibractensis* (*A. bibractensis*, var. *westphaliensis*) ; nous décrivons et nous figurons le mode de ramification très compliqué de cette fronde, qui consiste à émettre des anneaux ligneux fermés ; nous faisons connaître les rachis secondaires d'*A. bibractensis*. Puis nous étudions les variantes de ce procédé de ramification, qui nous sont offertes par l'*A. insignis* Will. et par l'*A. Williamsoni*, espèce nouvelle des coal-balls d'Angleterre. Nous disons ensuite quelques mots des stipes d'*Ankyropteris* afin de montrer ce que devient la trace foliaire en rentrant dans le stipe.

La troisième partie de notre travail ne pouvait être qu'une anatomie comparée de la fronde chez les Zygoptéridées ; nous l'avons faite aussi brève que possible. Néanmoins, nous n'avons pas pu nous dispenser d'examiner au moins une espèce pour chaque genre et nous comptons maintenant onze genres de Zygoptéridées et environ vingt-cinq espèces. Nous décrivons d'abord la trace foliaire dans les genres suivants :

I. — *Metaclepsydropsis, Clepsydropsis, Asterochlœna.*

II. — *Diplolabis, Zygopteris.*

III. — *Etapteris.*

Nous insistons toujours sur le mode de ramification de la fronde, et nous montrons comment il est possible de relier les différents types entre eux. Cette étude nous fournit l'occasion de faire connaître les rachis secondaires des *Clepsydropsis* et des *Etapteris* et de décrire pour la première fois avec exactitude la trace foliaire des *Asterochlœna* et celle du *Zygopteris primaria*.

Nous consacrons ensuite deux chapitres aux genres *Ankyropteris* et *Stauropteris*. Nous y discutons la position systématique, qu'il convient de leur attribuer. Nous estimons en effet que les conclusions auxquelles nous sommes arrivé,

ne sont pas simplement une opinion personnelle, basée sur des ressemblances plus ou moins fugitives. Nous pensons, que la position systématique, que nous assignons à ces deux genres, est entièrement justifiée par ce que nous savons désormais de la structure intime de leurs frondes. C'est pourquoi nous avons jugé utile d'examiner un à un tous les arguments, qui pourraient être présentés contre notre manière de lire les traces foliaires d'*Ankyropteris* et de *Stauropteris* à partir de celles des autres Zygoptéridées.

Pour compléter cet ensemble, nous étudions le genre *Dineuron* et les deux genres *Gyropteris* et *Tubicaulis*, qui avaient été jusqu'ici laissés à l'écart des Zygoptéridées. Enfin nous présentons notre classification des Zygoptéridées, basée sur les caractères de la trace foliaire. Nous remarquerons en passant que toute classification basée sur les stipes, ne pourra que suivre et confirmer celle-ci.

Les résultats énoncés dans les trois premières parties de notre étude s'appuient sur des faits positifs, illustrés par des phototypies justificatives ; ils sont le couronnement de recherches originales qui ont duré plus de trois années. Nous pouvions nous arrêter ici. Mais précisément parce que nous nous sommes beaucoup occupé de la famille des Zygoptéridées, il nous a paru bon, *pour répondre aux préoccupations de quelques paléobotanistes*, d'envisager aussi ses affinités. Ces considérations, d'un caractère quelque peu hypothétique, devaient être nettement séparées du reste ; elles font l'objet d'une quatrième partie.

Nous examinons successivement les relations des Zygoptéridées avec les Anachoroptéridées et les Botryoptéridées, puis avec les autres Fougères, enfin avec les Phanérogames anciennes. Chemin faisant, nous tentons d'expliquer la structure singulière des frondes de Zygoptéridées par une hypothèse sur l'origine de la fronde (1).

---

(1) Cette hypothèse a été conçue d'une façon tout à fait indépendante de celle de M. Tansley.

Le présent travail exigeait pour être mené à bien une masse énorme de matériaux. C'est dire qu'il n'a pu être achevé qu'avec le concours généreux et désintéressé d'un grand nombre de savants français et étrangers, qui ont mis à notre disposition les ressources des musées dont ils avaient la garde et quelquefois de leurs collections personnelles. A tous, nous adressons ici nos remerciements les plus sincères.

M. C. de Candolle et M. le Professeur Chodat ont eu l'obligeance de nous communiquer plusieurs préparations de *S. oldhamia*, appartenant à la collection de l'Université de Genève.

MM. les Professeurs Colot et C. Queva nous ont de même communiqué les préparations de *S. oldhamia* et de *Zygopteris duplex* de l'Université de Dijon.

Nous avons reçu l'accueil le plus empressé et le plus flatteur de M. Smith Woodward, conservateur au British Museum (South Kensington), qui nous a autorisé à étudier et à photographier un grand nombre de préparations de la collection Williamson et de la Collection générale de plantes fossiles de ce Musée.

M. le Doct^r Hoyle, directeur du Musée d'Owen's College à Manchester, en l'absence de M. le Professeur Weiss, a bien voulu nous permettre d'examiner les plaques minces de la Collection Cash.

MM. les Professeurs Bureau et Lecomte nous ont constamment témoigné la plus grande bienveillance. Grâce à eux et à M. le Doct^r Bonnet, dont les renseignements nous ont été d'un grand secours, nous avons pu étudier les préparations de la Collection Renault et de la Collection Roche, ainsi que les échantillons silicifiés conservés au Museum d'Histoire Naturelle de Paris.

M. le Doct^r J.-T. Sterzel, quoique très souffrant, nous a reçu avec une cordialité, qui nous a vivement touché. Grâce à lui nous avons pu étudier les échantillons silicifiés du Musée de la Kunsthütte de Chemnitz. Nous devons égale-

ment à M. Sterzel la communication d'une grande préparation d'*Asterochlœna laxa*.

MM. les Professeurs Beck et Kohlbeck nous ont autorisé à étudier les échantillons silicifiés de l'École des Mines de Freiberg, en particulier le grand spécimen de *Tubicaulis solenites*.

M. le Professeur Kalkowski nous a autorisé à examiner les préparations et les échantillons silicifiés du Musée Minéralogique du Zwinger à Dresde. Nous remercions également M. l'assistant Wanderer, de la complaisance qu'il nous a témoignée.

M. le Professeur Fritsch, directeur du Böhmisches Museum de Prague, nous a permis d'étudier la Collection Corda. M. l'assistant Dr Peklo et M. le Dr Brosch nous ont montré de beaux échantillons de végétaux silicifiés de Neu-Paka.

MM. les Professeurs Frech et Gürich ont mis à notre disposition les échantillons de la Collection Gœppert du Musée géologique de Breslau. Nous leur devons en outre la communication de trois préparations de *Zygopteris tubicaulis*, *Gyropteris sinuosa*, et *Diplolabis Römeri*. Nous remercions aussi MM. les assistants Wysogorski et Staff de leur grande complaisance à notre endroit.

M. le Professeur Potonié a mis à notre disposition les échantillons et les préparations de végétaux du Culm de Saalfeld, conservés à la Bergakademie de Berlin ; il a obtenu pour nous communication des échantillons silicifiés de la Collection Cotta du Berliner Museum. Nous devons enfin à M. Potonié la communication de plusieurs préparations. Nous remercions aussi MM. les assistants : Dr Gothan, Dr Hörich et Dr Hœnicke.

M. le Professeur de Solms Laubach, nous a permis d'étudier sa belle collection de préparations, et nous a envoyé plusieurs d'entre elles en communication.

MM. les Bergassessoren Kukuk et Mentzel nous ont autorisé à visiter la Collection de l'Ecole des Mines de Bochum.

Le second nous a fait visiter en outre plusieurs gisements de végétaux à structure conservée du Bassin de la Ruhr.

Tous nous ont accueilli avec une affabilité et une cordialité, que nous ne saurions oublier. Qu'ils reçoivent l'expression de notre profonde reconnaissance.

Nous adressons ici un souvenir ému à la Mémoire de M. Roche, qui nous avait montré lui-même sa magnifique collection de préparations quelques semaines avant sa mort, et à la Mémoire de Fritz Schreyer, ingénieur au Carolinen Schacht, qui nous a guidé dans le Bassin houiller d'Ostrau et auquel nous devons la découverte d'un nouvel *Ankyropteris*.

Nous prions M. le Professeur R. Zeiller d'agréer nos sincères remerciements pour le précieux encouragement qu'il nous a donné en présentant à l'Académie les notes préliminaires de ce travail.

PREMIÈRE PARTIE

Anatomie de la Fronde du STAUROPTERIS OLDHAMIA, Binney

CHAPITRE I

HISTORIQUE – GÉNÉRALITÉS

Le *Stauropteris oldhamia* a été découvert par E. W. Binney dans un coal ball de l'*Upper foot coal seam*, près d'Oldham, qui lui avait été remis par un collectionneur, M. James Whitaker de Watershedding. Dans une courte communication à la *Literary and Philosophical Society* de Manchester (9 janvier 1872), Binney compare le nouveau fossile au *Psaronius Zeidleri* de Corda ; il suppose que c'est un pétiole ; ce pétiole est caractérisé par un axe ligneux central, composé de quatre branches radiales, rappelant une croix de St-Pierre. L'auteur émet l'opinion justifiée depuis, qu'on trouvera des *Zygopteris* dans les nodules de la *Foot Mine*.

Deux ans plus tard en 1874, Williamson (**41**) publie une étude sur le *Stauropteris oldhamia*. Il montre que cet organe se compose de rachis ramifiés un grand nombre de fois ; il s'étonne qu'on n'observe jamais de limbe foliaire. Il décrit les différents tissus ; dans les gros rachis, le bois se compose

---

Les caractères gras entre parenthèses renvoient aux notes bibliographiques, placées à la fin du travail.

de quatre coins ligneux disposés en croix ; les éléments ligneux les plus petits sont aussi les plus externes ; mais l'auteur n'a pas pu voir d'éléments spiralés ; il ignore, que les pôles ligneux sont intérieurs au bois et non périphériques. Le liber n'est pas nommé ; l'auteur le regarde comme un tissu à parois minces, enveloppant le bois et passant graduellement au tissu fondamental. Sur les petites ramifications le bois est « trifide » au lieu d'être quadrangulaire ; ces ramifications sont plus semblables à des radicelles qu'à des rachis de Fougères.

Williamson figure et décrit les sections de *S. oldhamia* en voie de ramification mais sans spécifier qu'il y a quatre files d'appendices : « Il est évident, dit-il, que deux branches d'égale force sont émises à chaque ramification et il semble que ces branches soient émises par paires, comme dans plusieurs espèces de *Pteris*. » Le mécanisme de ce phénomène et l'interprétation qu'il comporte sont bien entendu laissés de côté par l'auteur.

Williamson estime, que les caractères de *S. oldhamia* conduisent à le rapprocher des Fougères plutôt que des Lycopodiacées. Il pense que c'est une fronde, et il le classe provisoirement dans ses Rachioptéridées.

Williamson a rencontré également dans les nodules de Burntisland des fragments d'un *Stauropteris*, qu'il croyait identique au *S. oldhamia*, et auquel nous avons donné le nom de *S. burnstislandica*.

Le *Stauropteris oldhamia*, a été encore l'objet d'une courte description de la part de M. le Professeur J. Félix, qui a confirmé simplement les résultats de Williamson (17).

En 1905 et 1906, M. le Dr D. H. Scott a publié deux notes intéressantes sur le *Stauropteris oldhamia* (31 et 32) ; dans la première, il décrit des sporanges trouvés en connexion avec les fines ramifications de la fronde et rapproche le *Stauropteris* des Zygoptéridées ; dans la seconde, il décrit un sporange de *S. oldhamia* contenant des spores en germination.

Enfin, nous avons nous-même donné le 8 juillet 1907 une note à l'Académie des Sciences dans laquelle nous exposions les principaux résultats de notre étude sur la fronde du *S. oldhamia* (6).

Le *Stauropteris oldhamia* est connu depuis 1872 en Angleterre ; on le trouve dans les coal-balls des Lower coal measures (Westphalien inférieur). Il est abondant surtout dans les gisements d'Oldham (Upper foot coal seam) et de Shore (près de Littleborough, Lancashire), où il est accompagné du *Lyginopteris oldhamia*, du *Botryopteris tridentata*, de l'*Ankyropteris bibractensis*, var. *westphaliensis*, de l'*Etapteris Scotti* (*Rachiopteris Lacatti* Will.)... etc. Il a été signalé en 1886 par M. le Professeur J. Félix dans les coal-balls de Langendreer (Westphalie). Nous l'avons nous-même trouvé dans les coal-balls de la veine *Finefrau Nebenbank*, c'est-à-dire dans la zone des charbons maigres du bassin de la Ruhr, qui correspond à la zone A du bassin de Valenciennes ; il est accompagné des mêmes espèces qu'en Angleterre. Nous ne l'avons pas trouvé jusqu'ici dans les coal-balls de la veine *Catharina* (la plus élevée de la zone des charbons gras du bassin de la Ruhr). Il est difficile de savoir aujourd'hui de laquelle de ces deux veines provenaient les coal-balls de Langendreer.

Dans certains de ces coal-balls, le *Stauropteris oldhamia* est extrêmement abondant ; les rachis principaux et leurs ramifications de tout ordre sont allongés plus ou moins parallèlement à la même direction et peuvent être coupés transversalement pas la même section ; on obtient alors des préparations, comme celle de la fig. 1, pl. I, qui montrent un très grand nombre de sections des différentes parties de la fronde, depuis les gros rachis jusqu'aux fines ramifications et aux sporanges. La section O_1, fig. 1, correspond à peu près à la taille maxima, que ces rachis peuvent atteindre ; il est permis de supposer que les six ou huit autres grosses sections O, de la fig. 1, appartiennent à autant de frondes

distinctes (1) ; mais il est possible aussi, qu'elles représentent simplement des ramifications très longues d'un même pétiole. En tout cas, le stipe, qui aurait porté toutes ces frondes est encore inconnu. Jamais non plus les préparations ne rencontrent de limbe foliaire, ce qui a conduit M. le Dr Scott à supposer, qu'il pourrait y avoir en dehors de cette fronde fertile, une autre fronde stérile, pourvue d'un limbe.

Divers ordres de ramifications de la fronde. — Les différentes parties de la fronde de *S. oldhamia* se présentent sous des aspects variables suivant le degré de la ramification à laquelle on a affaire. Nous distinguerons :

1° Des sections à contour arrondi ; elles ont une seule masse libéro-ligneuse centrale ; le bois est divisé en quatre massifs, chaque massif est commandé par un pôle intérieur, situé au voisinage de son bord externe. L'ensemble des quatre massifs figure un X ou une croix de St-André. Le plus souvent, il y a deux pôles sur quatre, qui sont dédoublés ou détriplés. Le liber enveloppe complètement le bois, mais forme quatre groupes plus importants, alternant avec les quatre massifs ligneux.

L'organe possède donc au premier abord deux plans de symétrie rectangulaires.

2° Des sections très semblables aux précédentes ; mais le bois y est plein et non plus divisé en quatre massifs ; il n'y a pas de liber au centre. Le bois présente bien ici la forme dite en X ou en croix de St-André.

3° Des sections à bois triangulaire, présentant la forme dite en Y. Il y a toujours deux pôles intérieurs à l'extrémité de chacune des trois branches de l'Y ; soit en tout six pôles (2).

---

(1) On en trouverait autant sur la plupart des préparations de *S. oldhamia*.

(2) Ces sections avaient déjà frappé Williamson par leur aspect si différent au premier abord de celui des gros pétioles.

4° Des sections à bois triangulaire, plus petites que les précédentes ; le bois n'a plus que trois pôles.

5° De petites ramifications où le bois est réduit à quelques éléments et paraît suivant les cas unipolaire ou bipolaire.

Toutes ces sections appartiennent bien à la fronde du *S. oldhamia* ; il y a en effet entre elles des formes intermédiaires ; on trouve souvent deux sections classées dans des catégories différentes, adhérentes l'une à l'autre, ce qui établit que les dernières ne sont que des ramifications d'ordre supérieur des premières. Nous montrerons d'ailleurs au cours de notre travail, comment elles se relient les unes aux autres.

6° Il y a enfin des sporanges découverts et étudiés par M. le Dr Scott. On les trouve parfois encore attachés aux fines ramifications, qui les ont portés.

Si nous examinons une section de *S. oldhamia* de premier ordre ou de second ordre, nous y trouvons les régions suivantes :

1° Au centre, la masse libéro-ligneuse ou si l'on veut la trace foliaire ;

2° Un tissu fondamental sclérifié, qui peut être divisé en deux zones ;

3° Un tissu aérifère ;

4° Un épiderme avec de rares stomates ; ces deux derniers tissus sont souvent détruits.

Description sommaire de la trace foliaire. — La trace foliaire du *S. oldhamia* a une structure très caractéristique, dont nous allons indiquer de suite les grandes lignes, parce qu'elle nous permettra d'orienter de la même façon toutes les sections de la fronde et de les comparer entre elles.

Prenons par exemple un gros rachis, comme celui qui est figuré sur la planche II (fig. 8 à 12). A dessein, nous choisissons une section, qui soit aussi loin que possible de toute sortie prochaine ; pourtant nous voyons qu'il y a déjà deux pôles dédoublés, ce qui nous avertit que les quatre massifs

ligneux ne sont pas rigoureusement au même état. Le centre de la masse libéro-ligneuse est occupé par des éléments libériens à parois minces. Alternant avec les quatre massifs ligneux, nous trouvons quatre groupes de tubes criblés ; bien que la conservation ne soit pas très bonne, il est visible que deux de ces groupes sont plus importants que les deux autres ; ils possèdent chacun trois gros tubes criblés, malheureusement en mauvais état sur ce spécimen. Le plan de symétrie principal de la fronde passe par ces deux groupes, que nous appellerons pour cette raison : groupes ou massifs libériens médians ; ce seront encore les deux *maxima* libériens et nous les désignerons par les lettres M_a et M_p (fig. 11 et 12, pl. II). Les deux autres groupes ne possèdent que des tubes libériens plus petits ; ce seront les deux massifs libériens latéraux : L_g et L_d (fig. 10 et 11). Un deuxième plan de symétrie passe par les deux massifs latéraux ; ce plan étant perpendiculaire à la ligne droite, qui joint les deux pôles dédoublés, semblerait même à première vue être le plan de symétrie principal. C'est en réalité le plan de symétrie accessoire ou plan de symétrie droite-gauche.

Ainsi, d'après cette rapide description, la fronde de *S. oldhamia* se présente bien plutôt avec les apparences d'un *axe* qu'avec celles d'un *appendice* ; elle possède en effet deux plans de symétrie rectangulaires. Sa nature d'appendice, hâtons-nous de le dire, ne fait néanmoins aucun doute, elle sera rendue encore plus certaine quand nous aurons établi sa parenté avec les frondes des autres Zygoptéridées. Conformément à ces données, nous avons sur nos figures placé verticalement le plan de symétrie principal. L'existence du plan de symétrie droite-gauche ne permet pas de dire de suite quelle était la face antérieure du pétiole ; d'ailleurs la parfaite symétrie, qui existe entre les deux faces, rend cette distinction superflue ; mais pour rendre toutes les sections comparables entre elles, nous avons adopté la convention suivante :

Nous plaçons à droite de l'observateur le côté du pétiole sur

lequel la sortie est la plus avancée. Sur la planche II, par exemple, nous avons orienté les pétioles des fig. 8 et 13 de manière à placer à droite de l'observateur les deux pôles dédoublés, parce que ce dédoublement est l'indice de la formation prochaine d'une pièce sortante sur le flanc droit ; la face antérieure ou supérieure du pétiole, celle qui serait tournée vers le stipe, est située du côté de l'observateur, qui est supposé placé au centre de figure du stipe ; la face postérieure ou inférieure de la fronde est située en haut de la figure.

Il va de soi, qu'en donnant dès maintenant au pétiole cette orientation, nous regardons comme acquis les résultats, *qui ne seront démontrés qu'au cours de ce travail.* En particulier nous voyons que ceci suppose qu'à la pièce sortante, qui va prendre naissance sur le flanc droit du pétiole, correspondra une autre pièce sortante sur le flanc gauche ; or chaque pièce sortante se divise en deux demi-pièces, qui se rendent chacune dans un rachis latéral, le pétiole aura donc quatre files de ramifications ; nous vérifierons ceci prochainement et nous serons ainsi autorisé à comparer *S. oldhamia* aux Zygoptéridées.

Admettons au contraire pour un instant, que le plan de symétrie, appelé ci-dessus droite-gauche, soit le plan de symétrie principal ; ceci nous obligerait à changer l'orientation du pétiole par une rotation de 90°. Le flanc droit sur lequel prend naissance la pièce sortante devient la face antérieure ; nous avons alors un pétiole, qui n'a plus que deux files de ramifications, naissant par paires, les deux appendices d'une même paire étant coalescents à leur base. Dans la première hypothèse, les quatre massifs ligneux, leurs quatre pôles sont rigoureusement identiques entre eux. Dans la deuxième hypothèse, ils ne sont plus égaux que deux à deux. On comprend que le choix de l'une ou l'autre de ces hypothèses entraîne des conséquences considérables, tant au point de vue de la structure de la plante elle-même, que des affinités qu'elle peut avoir avec d'autres. Nous verrons que c'est

la première hypothèse qui se vérifie et c'est pourquoi nous avons donné dès le début à tous nos pétioles l'orientation correspondante.

Forme des massifs ligneux. — La forme des massifs ligneux n'est pas quelconque ; elle est fort différente de celle d'un coin ligneux de racine ; le pôle n'est pas périphérique, il est nettement intérieur : il est séparé du bord externe du massif par une ou deux assises de vaisseaux scalariformes. Considérons le massif ligneux postérieur droit fig. 11, pl. II. Le bois ne se dirige pas en ligne droite du pôle Δ_d^p vers le centre de figure de l'organe ; il décrit une sinuosité ; il se creuse contre le massif libérien médian postérieur et se bombe au contraire contre le massif latéral. En arrière du pôle Δ_d^p, le bois présente une saillie plus ou moins forte, qui s'avance au-dessus du massif libérien médian comme pour l'englober, cette saillie représente un *renflement récepteur rudimentaire* R_p. Les deux pôles fondamentaux : Δ_d^a et Δ_d^p sont dédoublés et ont donné chacun un second pôle : 1_a et 1_p (fig. 11 et 12).

Les deux massifs ligneux de gauche ont une forme un peu différente ; cela résulte, comme nous le verrons plus loin, de ce qu'ils viennent justement d'émettre leur pièce sortante.

Le renflement récepteur rudimentaire varie légèrement de forme au cours des modifications produites par l'émission de la pièce sortante. C'est durant la première phase qu'il est le mieux caractérisé ; il a presque toujours à ce moment une forme plus ou moins pointue. Dans les phases suivantes, il ne forme plus qu'une saillie peu marquée à contour arrondi.

Remarques préliminaires sur la méthode employée au cours de cette étude et sur le mode d'exposition adopté.

I. — Pour étudier la formation des sorties dans la fronde du *S. oldhamia*, il aurait été nécessaire d'avoir une série de coupes successives, pratiquées dans le même pétiole sur l'étendue de deux segments entiers. Malheureusement, le procédé par lequel les préparations, qui nous ont servi, sont mises en circulation dans le commerce, ne permet pas de réunir une semblable série. M. James Lomax, le lapidaire anglais, tire habituellement un grand nombre de préparations

d'un même coal-ball ; mais ces préparations sont vendues isolément soit à des Musées, soit à des savants anglais ou étrangers. Les coupes d'une même série sont ainsi dispersées de tous côtés et il est très rare de voir trois préparations successives tomber dans la même main. Grâce à l'obligeance de M. C. de Candolle et de M. le Professeur Chodat, qui ont bien voulu nous communiquer quelques sections de la collection de l'Université de Genève, nous avons pu établir des séries partielles de trois préparations, qui nous ont rendu de grands services pour certains points délicats. Mais la plupart du temps, nous avons dû nous contenter de comparer entre elles des sections aussi semblables que possible, pratiquées dans des pétioles différents. Nous croyons être arrivé ainsi aux mêmes certitudes que si nous avions eu à notre disposition une série de coupes, pratiquées dans le même pétiole. Pour nous mettre à l'abri de toute critique, nous avons multiplié un peu le nombre des photographies, afin de bien montrer, que nous n'avions pas commis d'erreur d'orientation, en passant d'une phase à la suivante.

II. — Nous ferons une autre remarque préliminaire sur le mode d'exposition que nous avons adopté. On a souvent reproché à divers auteurs d'employer des verbes de mouvement pour décrire des plantes, dont toutes les parties sont en réalité immobiles. Ce reproche nous a toujours paru mal fondé : l'examen, surtout un peu rapide, d'une série de coupes successives, donne effectivement l'impression de mouvements exécutés par les masses ligneuses, par les pôles ou par les masses libériennes : c'est le principe même du cinématographe. Pour notre part, nous emploierons constamment et sans aucun embarras les expressions indiquant le mouvement, tout en sachant bien qu'il s'agit de solides ligneux ou libériens immobiles dans l'espace ; ces expressions ont le grand avantage de parler à l'esprit. Du reste la meilleure façon de se rendre compte de la forme d'un solide est encore d'en faire suivre les arêtes directrices par des mobiles et de noter la position de ces mobiles à un certain nombre de niveaux déterminés par des plans sécants. Dans le cas particulier qui nous occupe, les arêtes directrices, qui nous donneront le squelette du parcours de faisceaux de la fronde de *S. oldhamia,* sont les cordons trachéens, le mobile idéal qui les parcourt, est le pôle ; les plans sécants sont des sections transversales convenablement choisies.

CHAPITRE II.

Formation de la pièce sortante dans les gros rachis de STAUROPTERIS OLDHAMIA. — Les quatre files de ramifications. — Première justification de l'orientation assignée au pétiole.

Les pl. II à V permettent de suivre la formation de la pièce sortante dans un gros rachis de *S. oldhamia* (rachis de 1er ordre). Pour faciliter la compréhension de ce phénomène, nous l'avons divisé en quatre phases, marquées chacune par l'apparition d'un nouveau pôle sur chaque moitié de la sortie.

Phase I. — Emission des pôles 1 de la sortie. (Voir fig. 8, 11 et 12, pl. II).

Au début la trace foliaire de *S. oldhamia* se présente avec l'aspect typique décrit au chapitre précédent. Elle possède :

deux plans de symétrie rectangulaires,

quatre massifs ligneux très semblables entre eux, séparés au centre par du liber et commandés chacun par un pôle fondamental nettement intérieur :

Δ_g^p et Δ_g^a pour les massifs de gauche (fig. 9 et 10),

Δ_d^p et Δ_d^a pour les massifs de droite (fig. 11 et 12),

deux maxima libériens : M_p et M_a, situés sur l'axe de symétrie antéro-postérieur et caractérisés chacun par trois gros tubes criblés,

deux autres groupes libériens latéraux : L_g et L_d, situés sur l'axe de symétrie droite gauche.

Ces quatre groupes libériens sont réunis les uns aux autres

par une mince couche de liber, qui contourne le bord externe des massifs ligneux (1).

Les deux côtés de la trace foliaire ne sont pas rigoureusement identiques. Ils présentent entre eux des différences faibles et cependant très nettes, qu'il est important d'indiquer :

Du côté gauche (fig. 8, pl. II et fig. 1 du texte) les deux pôles fondamentaux Δ_g^a et Δ_g^p occupent à peu près exactement les deux sommets du carré formé par les quatre massifs

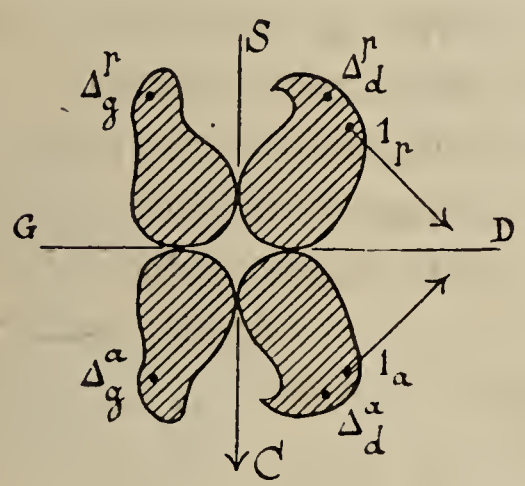


Fig. 1. — *Stauropteris oldhamia,* rachis de premier ordre ; état moyen du quadruple ligneux.

S C, plan de symétrie principal.
G D, plan de symétrie droite gauche.
Δ, Δ, pôles fondamentaux.
1_a, 1_p, premiers pôles destinés à la pièce sortante.

Les flèches indiquent les trajectoires suivies par les pôles 1, pendant la phase I de la sortie.

ligneux ; si nous joignons ces deux pôles par une ligne droite, nous constatons qu'il n'y a qu'une très petite masse de bois, qui reste à l'extérieur de cette ligne. Les renflements ligneux situés en arrière des pôles et que nous avons qualifiés de renflements récepteurs rudimentaires sont arrondis et peu saillants.

Du côté droit, au contraire (fig. 8, pl. II et fig. 1 dans le texte), les deux pôles fondamentaux Δ_d^a et Δ_d^p n'occupent pas les deux sommets du carré ligneux ; ils sont comme rejetés en arrière vers l'axe de symétrie antéro-postérieur. Il en résulte que les renflements récepteurs forment une saillie

(1) Remarque. — Pour désigner l'ensemble des quatre massifs ligneux et du liber qui les entoure, nous emploierons fréquemment l'expression de *quadruple,* qui indique qu'il y a union sur l'axe de figure du pétiole de quatre masses libéro-ligneuses, commandées chacune par un pôle et appartenant aux deux moitiés symétriques d'une même chaîne. Dans les gros rachis de *S. oldhamia,* le bois du quadruple se divise en ses quatre masses composantes.

plus ou moins pointue, qui s'avance au-dessus du massif libérien médian, M_a, M_p, comme pour l'englober. Si on trace la droite Δ_d^a Δ_d^p, on constate qu'il reste à l'extérieur de cette ligne deux bosses ligneuses assez considérables ; chacune de ces bosses est pourvue d'un pôle l_a, l_p, satellite du pôle fondamental correspondant.

L'apparition des deux pôles l caractérise la phase I ; elle est l'indice de la formation prochaine d'une pièce sortante sur la face droite du quadruple.

Les pôles l prennent naissance simplement par dédoublement des pôles Δ_d^p et Δ_d^a : le groupe trachéen s'allonge un peu et se divise en deux groupes toujours intérieurs au bois. Nous avons plusieurs fois vérifié ce fait, qui est d'ailleurs visible sur les fig. 11 et 12 de la pl. II ; soit par suite de l'obliquité de la coupe, soit par suite d'un léger retard du massif ligneux antérieur, tandis que les pôles Δ_d^p et l_p sont déjà séparés par un assez grand espace, les pôles Δ_d^a et l_a sont encore très voisins et unis par des éléments étirés : cet aspect indique suffisamment l'origine des pôles l.

La comparaison des fig. 11 et 12, pl. II, montre le début du mouvement effectué par les pôles l ; si l'on examine ensuite la fig. 13, pl. II et les fig. 14 et 15, pl. III, on reconnaît que chaque pôle l s'éloigne du pôle Δ, en suivant une trajectoire inclinée environ à 45° sur l'axe de symétrie droite gauche. Les pôles l convergent vers cet axe. Au cours de ce déplacement les renflements ligneux déterminés par l'apparition des pôles l, s'accusent de plus en plus, augmentant progressivement le contraste avec le côté gauche de la trace foliaire ; bientôt sous chaque renflement se creuse un sinus : *sinus libérien interne*. A ce stade, il arrive fréquemment, que le bois entourant le pôle l se transforme en un petit îlot, séparé du reste du massif par du liber (fig. 15 et 17, pl. III).

Phase II. — Emission des pôles 2 de la sortie.
(Voir fig. 15, 16 et 17, pl. III et fig. 2, texte).

Elle est caractérisée par un second dédoublement des pôles fondamentaux Δ_d^a et Δ_d^p. On voit en même temps un contact intime s'établir entre les deux massifs ligneux de droite ; désormais il y a une opposition frappante entre les deux côtés de la trace foliaire. A cet état la droite Δ_d^a Δ_d^p sépare sur le côté une bande ligneuse commandée par quatre pôles et qui représente approximativement tout ce qui est destiné à la pièce sortante (fig. 2 du texte).

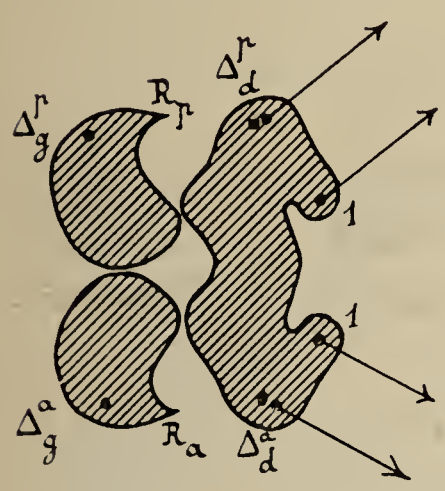


Fig. 2. — *Stauropteris oldhamia.* Quadruple ligneux d'un rachis de premier ordre ; émission des pôles 2 de la pièce sortante.

R_p, R_a, renflements récepteurs rudimentaires.

Les flèches indiquent les trajectoires suivies par les pôles 1 et 2, pendant la phase II de la sortie.

La section de la fig. 15, pl. III, nous offre comme celle de la fig. 8, pl. II, un léger retard du massif ligneux antérieur, grâce auquel on reconnaît clairement, qu'à l'exemple des cordons trachéens n° 1, les cordons n° 2, destinés aussi à la sortie, s'attachent directement sur les cordons polaires fondamentaux Δ. (Comparer les fig. 16 et 17, pl. III).

La série des fig. 15 et 18, pl. III ; 20, pl. IV, etc., montre l'intérêt qu'il y a à suivre de très près la destinée variable des pôles successifs émis par les pôles Δ. Nous constatons ici que la trajectoire décrite par les pôles 2 est perpendiculaire à celle des pôles 1. De ce fait très frappant, il résulte que les renflements ligneux arrondis déterminés par les pôles 2, divergent au lieu de converger comme ceux des pôles 1. Ces derniers abandonnent la direction, qu'ils avaient suivie pendant la phase I, pour se déplacer parallèlement aux pôles 2 pendant les phases suivantes (fig. 2 du texte).

Nous remarquerons enfin que le massif libérien latéral

droit s'est divisé en deux groupes (fig. 15, pl. III) qui sont destinés chacun à une moitié de la pièce sortante et qui se placent sous les pôles 1 : ce seront les *sinus libériens internes* (*s. i.*, fig. 16 et 17). Diamétralement opposés à ces deux groupes, se creusent entre les pôles Δ et 2, des sinus libériens profonds ou *sinus libériens externes* de la pièce sortante (*s. e.*, fig. 19, pl. III).

Phase III. — Formation des pôles 3 et libération de la sortie.

(Voir fig. 18 et 19, pl. III, fig. 20, 21 et 22, pl. IV).

Il se produit une fissure allant du pôle Δ_d^a au pôle Δ_d^p, qui a pour effet de séparer la pièce sortante du reste de la masse ligneuse, et de diviser une troisième fois les pôles fondamentaux, en donnant naissance aux pôles n° 3. La fin de la phase III est marquée par l'émission aux dépens des pôles 2, de deux petites masses ligneuses à aspect indéterminé ; nous verrons plus loin que ces deux masses peuvent être considérées comme des sorties hâtives, qui s'échappent vers la face antérieure et la face postérieure de la section. (h_a et h_p, fig. 21 et 22, pl. IV ; fig. 3 et 4, texte).

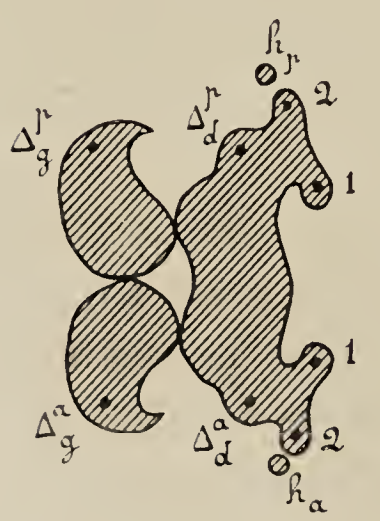


Fig. 3. — *Stauropteris oldhamia*; quadruple ligneux d'un rachis de premier ordre ; début de la phase III de la sortie. *ha, hp,* sorties hâtives.

Remarquons que le quadruple de *S. oldhamia* est réduit présentement à quatre pôles ; cet état ne saurait durer longtemps, parce que les pôles gauches vont entrer en division à leur tour, de sorte qu'il est rare, comme nous l'avons dit au début, de voir le quadruple de *S. oldhamia* réduit à ses quatre pôles fondamentaux.

Il est important de noter ici l'aspect du côté droit de la masse ligneuse (fig. 20, pl. IV) ; les renflements récepteurs

sont arrondis et peu saillants ; les pôles fondamentaux Δ occupent exactement les deux sommets droits du carré formé par les quatre massifs ligneux ; la droite $\Delta_d^p \Delta_d^a$ ne laisse en dehors qu'une infime portion de bois. C'est précisément en ces termes que nous avons caractérisé l'état du côté gauche de la trace foliaire au début de la phase I, nous en conclurons qu'aussitôt après la libération de la pièce sortante, le côté droit de la trace foliaire prend l'aspect qu'avait le côté gauche au moment où la sortie s'indiquait à peine sur le flanc droit par l'apparition des pôles 1.

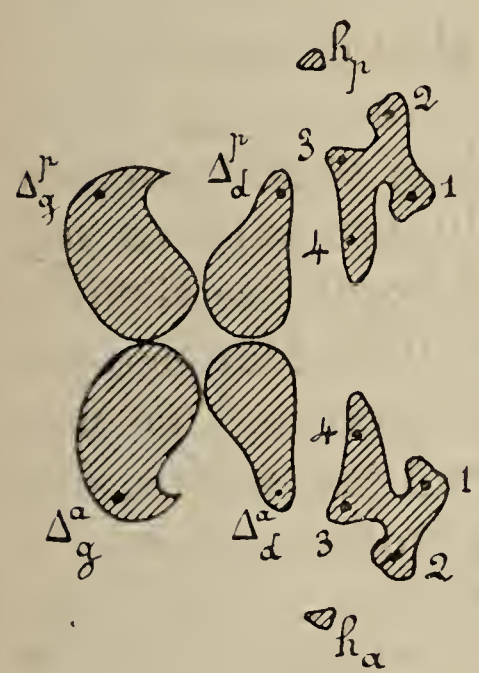


FIG. 4. — *Stauropteris oldhamia.* Rachis de premier ordre ; libération des deux demi-pièces sortantes.

Δ, Δ, pôles fondamentaux de la pièce mère.

1, 2, 3, 4, pôles des demi-pièces sortantes, énumérés, suivant leur ordre d'apparition.

ha, hp, sorties hâtives.

PHASE IV. — FORMATION DES PÔLES 4.

(Voir pl. IV et pl. V).

Les deux moitiés de la pièce sortante, qui suivent deux directions divergentes, ne tardent pas à se séparer pour se rendre chacune dans un rachis latéral. La bande de vaisseaux scalariformes, qui les réunissait, se coupe en deux. Souvent même cette rupture a lieu pendant la phase III. Les pôles 4 apparaissent sur chaque demi-pièce sortante en arrière du point de rupture et sur la face, qui regarde la pièce mère (fig. 21 et 22, pl. IV ; fig. 4, texte). Les pôles 4 sont donc les seuls qui ne proviennent pas d'une division des pôles fondamentaux Δ, de la pièce mère. Il est possible d'ailleurs que dans certains cas, ils proviennent de la division des pôles 3.

Les renflements ligneux, qui unissaient les deux moitiés de la pièce sortante se réduisent rapidement. Chaque demi-

pièce sortante, désormais tétrapolaire, prend la forme d'un carré ou plutôt d'une croix de St-André, très semblable à celle de la pièce mère. Elle est flanquée d'un sinus libérien externe *s. e.* et d'un sinus libérien interne *s. i.* comparables aux maxima libériens de la pièce mère. Toutefois le bois est plein ; il n'y a plus de liber au centre (fig. 27 et 28, pl. V).

Nous avons assisté à l'émission d'une pièce sortante sur le flanc droit de la trace foliaire, c'est-à-dire à la formation de deux pièces tétrapolaires, rappelant par leur forme le quadruple qui leur a donné naissance. Le moment est venu de vérifier si, ainsi que nous l'avons annoncé, le flanc gauche est susceptible d'émettre lui aussi une pièce sortante. Le procédé le plus simple consisterait à faire une série de préparations dans un même rachis, jusqu'à ce que l'on ait vu sans conteste la sortie se produire alternativement à droite puis à gauche. Nous avons expliqué au chapitre précédent pourquoi il ne nous était pas permis d'user de ce procédé. Il ne nous reste qu'une ressource : chercher parmi les sections, dont nous disposons, les faits, qui établissent notre assertion.

Reprenons la série de nos figures des pl. II à V, qui représentent plusieurs gros rachis de *S. oldhamia*. Sur tous, le bois est divisé en quatre massifs, indépendants les uns des autres, au moins en apparence. La liaison passagère, que nous avons vu apparaître entre les deux massifs de droite, est due en réalité à la formation de la pièce sortante. Il peut aussi se produire des contacts légers entre deux massifs ligneux consécutifs, par suite de la formation d'un ou de deux vaisseaux scalariformes dans l'intervalle qui les sépare ; mais ce contact ne va jamais jusqu'à un *échange ;* en d'autres termes nous n'avons jamais observé de *renforcement du côté droit de la trace foliaire par le côté gauche*, non plus que de la face antérieure par la face postérieure. Ce fait serait inexplicable si les sorties étaient toujours produites aux dépens du côté droit. Le volume de la sortie est très considérable par rapport à celui de la pièce mère ; nous pressentons, que

l'épuisement du côté droit sera rapide ; il faudrait alors de toute nécessité, que le côté gauche vienne coopérer indirectement à la sortie en renforçant le côté droit (1).

Cette remarque, qui peut être répétée sur tous les gros rachis de *S. oldhamia*, impose cette conclusion que les quatre massifs ligneux sont réellement équivalents, que les quatre pôles fondamentaux jouent vraiment des rôles identiques et symétriques. Une autre remarque significative, c'est que toutes les fois que l'on a affaire à des pétioles où la sortie est suffisamment avancée sur le flanc droit, on constate que le côté gauche prend, de plus en plus, l'aspect que nous avons donné comme caractéristique de l'apparition prochaine d'une pièce sortante sur le flanc droit.

Pour lever tous les doutes, nous décrirons rapidement une série de trois préparations successives, que nous avons eues en main, et qui ont rencontré un même rachis de *S. oldhamia*, à un niveau où la ramification sur le flanc droit est presque terminée ; ce rachis est dans d'excellentes conditions pour étudier, ce qui va se passer sur le côté gauche du quadruple, et décider, si ce côté est susceptible d'émettre une pièce sortante ou s'il est destiné simplement au renforcement du côté droit.

La première section est figurée pl. IV, fig. 23 ; elle est oblique de sorte qu'une seule des demi-pièces sortantes, S_p, est encore fixée sur le rachis support, avec la sortie hâtive h_p du même côté ; la demi-pièce sortante antérieure et la sortie hâtive correspondante n'ont pas été rencontrées par la coupe.

La deuxième section n'avait d'autre intérêt que de relier la première à la troisième.

---

(1) Ceci est l'expression d'une règle très générale, qu'on peut énoncer ainsi : les régions de la trace foliaire, qui ne participent pas directement à la formation de la sortie, viendront tôt ou tard contribuer au renforcement des *marges* et ce renforcement des marges se produira d'autant plus rapidement que le volume de la sortie sera plus considérable par rapport à celui de la chaîne principale.

La troisième section nous a été obligeamment communiquée par M. le Professeur Chodat de Genève. Sur cette section, le rachis latéral (demi-pièce sortante postérieure) s'est complètement détaché du rachis support, mais il est encore visible sur la préparation et nous fournit un point de repère très net. Dans ces conditions, nous sommes certains que le gros rachis de *S. oldhamia* de la fig. 24, pl. IV, vient d'émettre une pièce sortante sur son côté droit ; nous n'avons qu'à examiner le côté gauche du quadruple ; nous y relevons les faits suivants (fig. 25, pl. IV) : les renflements récepteurs gauches forment des saillies fortes et pointues ; chaque pôle Δ_g^p, Δ_g^a est accompagné d'un pôle satellite déjà très éloigné qui, sans doute possible, tend à se rapprocher de l'axe de symétrie droite gauche, en suivant une trajectoire inclinée à 45° sur cet axe ; il suffit pour s'en convaincre de comparer le massif antérieur au massif postérieur, qui est un peu plus avancé, ce qui souligne le mouvement des pôles satellites : 1 et 1. Des sinus libériens internes commencent à s'accuser aux dépens du massif libérien latéral gauche.

C'est précisément dans les mêmes termes, que nous avons caractérisé, page 10, l'allure du flanc droit de la sortie. D'ailleurs, si nous faisions tourner la section de 180°, de manière à amener le côté gauche à droite, nous obtiendrions une image, qui s'intercalerait exactement entre les fig. 8 et 13 de la pl. II. C'est assez pour en conclure que nous avons sur le côté gauche de la trace foliaire une sortie en préparation, sortie dont la phase I est déjà très avancée.

A la pièce sortante émise par le côté droit succèdera donc prochainement une pièce sortante gauche.

En résumé :

Les gros rachis de la fronde de S. oldhamia possèdent quatre files de ramifications, émises par paires ; les deux rachis latéraux d'une même paire sont coalescents à leur base ; chacun d'eux est accompagné d'une sortie hâtive, pourvue d'un système libéro-ligneux réduit à l'état indéterminé.

Il est à peine besoin d'insister sur le rôle considérable joué par les pôles fondamentaux Δ dans l'émission de la sortie. On peut dire qu'ils sont vraiment les *pôles* autour desquels pivotent les deux moitiés de la pièce sortante. Nous rappellerons seulement que des quatre pôles de chaque demi-pièce sortante, trois s'attachent directement sur le pôle Δ ; seul le quatrième débute par une pointe libre. Les renflements récepteurs rudimentaires interviennent en somme très peu dans la constitution de la sortie ; ils se font remarquer seulement par un changement d'allure.

Quant à ce qui touche l'orientation de la fronde, en l'absence du stipe, nous sommes obligés de procéder par analogie. Le caractère très particulier des quatre files de pièces latérales connées deux à deux, n'est guère connu que *dans la famille des Zygoptéridées, c'est donc aux représentants de cette famille, que nous serons conduits à comparer tout d'abord S. oldhamia.* Ce rapprochement nous autorise à donner au moins provisoirement aux rachis du *Stauropteris,* une orientation conforme à celle des pétioles de Zygoptéridées.

C'est ce que nous avons fait en prenant pour plan de symétrie principal, le plan passant par les deux maxima libériens. Nous verrons plus loin, que la trace foliaire de toutes les Zygoptéridées possède aussi deux maxima libériens médians qui déterminent le plan de symétrie principal, quatre pôles fondamentaux, qui dirigent toute la sortie, et quatre pièces réceptrices très différenciées et très spécialisées.

Dans la suite de notre travail, nous rechercherons, si anatomiquement, par des transformations rationnelles, appuyées sur un nombre suffisant de faits, on peut passer des Zygoptéridées au genre *Stauropteris* ou si, au contraire, la parenté supposée, fondée sur une ressemblance superficielle des traces foliaires, est purement illusoire et doit être rejetée

CHAPITRE III.

Les rachis de second ordre à bois plein quadrangulaire. — L'orientation des deux moitiés de la pièce sortante par rapport à la pièce mère. — Le Stauropteris de Burntisland.

Les rachis de premier ordre de *S. oldhamia,* que nous avons étudiés au chapitre précédent peuvent être sans inconvénient considérés comme des rachis primaires, puisque jusqu'ici nous n'en connaissons pas de plus gros, ni de plus différenciés. Nous avons vu le mode de ramification de ces gros rachis : sur l'un des côtés du quadruple libéro-ligneux, prend naissance une pièce sortante, qui émet deux sorties hâtives ; celles-ci, à l'état de faisceaux indéterminés, se rendent dans deux pièces symétriques, deux aphlebia, c'est-à-dire deux folioles anormales, fixées sur le rachis primaire, ou sur la base même des rachis latéraux et divisées en fines lanières. Quant aux deux moitiés de la pièce sortante, elles se séparent bientôt et se rendent chacune dans un rachis secondaire.

Ces rachis secondaires sont sensiblement plus faibles que le rachis primaire qui les porte (O_2 et O_1, fig. 1, pl. I). La fig. 30, pl. V, représente un rachis secondaire ; le système libéro-ligneux grossi est représenté fig. 31, même pl. D'après le tableau des divers ordres de ramifications de la fronde de *S. oldhamia,* que nous avons donné Chap. I, p. 20, ce rachis se rangerait dans la deuxième catégorie : rachis à bois plein quadrangulaire, pourvu de quatre pôles.

Notre pétiole possède deux maxima libériens, M_p, M_a, l'un avec trois gros tubes criblés, l'autre avec un seul ; ils nous indiquent le plan de symétrie principal. Le contraste entre les deux maxima et les deux groupes libériens latéraux L_d,

L_g, est très accusé, ces derniers n'ayant à ce moment que de petits éléments. Les quatre massifs sont reliés les uns aux autres par des éléments libériens différenciés aux dépens de l'assise péricambiale et qui font le tour des régions polaires.

Le bois a la forme dite en croix de St-André ; il est pourvu de quatre pôles fondamentaux δ; à gauche les massifs ligneux, commandés par les pôles δ_3 et δ_4, sont peu développés : les renflements récepteurs correspondants sont à peine marqués ; à droite au contraire, les régions polaires δ_1 et δ_2 sont renflées, avec des renflements récepteurs saillants et des pôles dédoublés. Cet aspect nous avertit immédiatement que le côté droit est plus avancé que le côté gauche et présente une pièce sortante en train de parcourir la phase I de son évolution. La trajectoire, inclinée à 45° sur l'axe de symétrie droite-gauche, suivie par les pôles 1, satellites de δ_1 et δ_2, est nettement indiquée. La fig. 31, pl. V, est à rapprocher des fig. 8 et 13, pl. II : les deux pôles droits δ_1 et δ_2 correspondent à Δ_d^p et Δ_d^a, les deux pôles gauches δ_3 et δ_4 correspondent à Δ_g^a et Δ_g^p.

D'ailleurs sur des sections de rachis secondaires faites à des stades plus avancés, on voit s'opérer des transformations successives analogues à la série de phases, que nous avons indiquées pour les gros pétioles (1) ; c'est ainsi que sur certaines sections, on peut distinguer une *pièce principale* tétrapolaire, avec deux *demi-pièces sortantes*, carrées ou triangulaires, reconnaissables aux deux sorties hâtives, qui les accompagnent. La fig. 5 du texte représente une semblable section.

En raison de la grande similitude de structure, qui existe

---

(1) Le mode d'apparition des pôles de la sortie sur les rachis de second ordre est parfois un peu différent de celui des rachis de premier ordre. Il arrive en effet que le pôle fondamental δ se divise en deux pôles 1 et 2, destinés tous deux à la demi-pièce sortante ; en arrière et un peu plus tard, il y aura alors régénération du pôle fondamental δ de la pièce principale. Nous insisterons plus longuement sur ce mode particulier de formation des pôles de la sortie, en parlant des pétioles à bois triangulaire.

entre ces rachis secondaires et les rachis primaires, dont ils dérivent, il n'est pas douteux qu'après les pôles droits, les pôles gauches ne donnent à leur tour naissance à une double pièce sortante, avec sorties hâtives. Nous n'avons pas cru devoir reproduire ici de semblables sections qui ne feraient

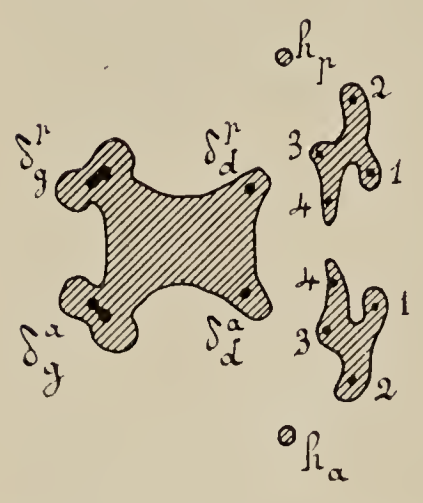


Fig. 5. — *S. oldhamia,* rachis de second ordre : mode de ramification du quadruple ligneux.

δ, δ, pôles fondamentaux de la pièce mère.

1, 2, 3, 4, pôles des demi-pièces sortantes énumérés suivant leur ordre d'apparition.

h_a, h_p, sorties hâtives.

Cette figure est destinée à être comparée à la fig. 4, représentant un rachis de premier ordre au même état.

que répéter nos figures des planches III, IV, et V, avec cette différence que le bois serait plein au lieu d'être divisé en quatre massifs par du liber.

Nous retiendrons seulement cette importante conclusion : *La structure des rachis de second ordre est de tous points comparable à celle des rachis de premier ordre, dont ils dérivent ; leur mode de ramification est le même ; comme eux, ils ont quatre files de ramifications ; les deux pièces latérales d'une même paire sont coalescentes à leur base et accompagnées de deux aphlebia.*

Une question très importante à élucider est celle de l'*orientation des rachis secondaires par rapport au rachis primaire, qui les porte.* En examinant des feuilles de Phanérogames ou des frondes de Fougères on peut faire la remarque suivante : *Le plan de symétrie de la foliole est parallèle* (1) *à celui du rachis, qui la porte,* ou mieux : *les ramifications d'ordre* n + 1 *sont orientées parallèlement aux ramifications*

(1) Paralèlle est évidemment pris ici dans un sens très large. En réalité, il y a convergence des deux plans de symétrie parallèles sur l'axe de figure du stipe ou de la tige.

d'ordre n *dont elles dérivent*. Cette règle est très générale. La première et, nous pouvons dire, la seule exception qu'on lui connaisse, se rencontre chez les Zygoptéridées. Nous verrons, en effet, que les Zygoptéridées diffèrent de toutes les autres familles végétales, 1° parce que leurs frondes ont quatre files de pièces latérales au lieu de deux ; 2° parce que les pièces latérales ne sont pas orientées parallèlement au rachis primaire qui les a produites ; 3° enfin, parce que ces mêmes pièces latérales ont une structure au premier abord extrêmement différente de celle des ra his primaires. — Il y a lieu de se demander s'il en est de même chez le *Stauropteris oldhamia*, que nous avons l'intention de comparer aux Zygoptéridées. Nous venons de voir, que, au contraire de ce qui se passe chez les Zygoptéridées, la structure des rachis secondaires de *Stauropteris* est presque identique à celle des rachis primaires et nous avons assisté à la formation sur chaque moitié de la pièce sortante de quatre pôles δ comparables aux quatre pôles fondamentaux de la pièce mère. Reste la question de l'orientation.

Choisissons un gros rachis de *S. oldhamia* en voie de ramification, comme celui de la fig. 26, pl. V. Il y a deux demi-pièces sortantes, l'une antérieure, S_a, l'autre postérieure, S_p, munies chacune de quatre pôles intérieurs au bois, δ, que nous avons numérotés de 1 à 4 pour rappeler leur ordre d'apparition (fig. 27 et 28, pl. V). Conformément à cet ordre le pôle δ_1, qui est le premier formé et le pôle δ_2, qui a fourni la sortie hâtive sont les plus avancés. Le renflement ligneux, qui accompagne le pôle δ_4 et semble lui donner momentanément plus d'importance, servait à réunir les deux moitiés de la pièce sortante ; il disparaîtra bientôt, en même temps que s'effacera la différence apparente, qui existe encore entre δ_4 et δ_3.

Le caractère le plus frappant de chaque demi-pièce sortante, après les quatre pôles fondamentaux δ, est la présence de deux groupes de gros tubes criblés sur deux faces opposées du massif ligneux, savoir : sur la face δ_1 δ_1 (sinus libérien

interne, *s. i.*) et sur la face $\delta_2\ \delta_3$ (sinus libérien externe, *s. e*). Il est à prévoir que ce sont là deux maxima libériens, analogues à ceux qui nous ont servi à définir le plan de symétrie principal sur les gros rachis. Si cela est exact, en ne tenant pas compte de la légère divergence des deux demi-pièces sortantes, nous voyons sur la fig. 26, pl. V, que leurs maxima libériens sont disposés parallèlement à ceux de la pièce principale : *nous en concluons que chez S. oldhamia, les rachis latéraux sont parallèles au rachis primaire qui les porte.*

Logiquement nous devrions prendre comme face antérieure de chaque demi-pièce sortante, les faces $\delta_1\ \delta_4$, qui sont en regard l'une de l'autre et qui se distinguent des faces $\delta_2\ \delta_3$. 1° par le renflement ligneux δ_4, qui a servi de trait d'union entre les deux demi-pièces ; 2° par un sinus libérien profond *s.i.*, qui se prolonge jusqu'au centre même du massif ligneux. Mais ceci aurait pour nous le grave inconvénient que voici : tandis que la demi-pièce sortante postérieure serait parallèle à la pièce principale et de même sens qu'elle, la demi-pièce sortante antérieure serait parallèle à la pièce principale et de sens contraire, ou encore : les deux demi-sorties seraient parallèles entre elles et de sens contraires. Pour éviter toute confusion, nous avons préféré admettre par convention que la demi-pièce postérieure et la demi-pièce antérieure sont parallèles entre elles et à la pièce principale et de même sens qu'elle. D'ailleurs la position de la sortie hâtive correspondante et celle du sinus profond (sinus interne) qui sépare δ_1 de δ_4 permettront toujours de distinguer à première vue une demi-pièce antérieure d'une demi-pièce postérieure, quand cela sera nécessaire.

D'après les données précédentes, la première sortie émise par le rachis secondaire doit être produite sur la face $\delta_1\ \delta_2$ aux dépens des deux premiers pôles formés, qui sont aussi les plus avancés. Les faits confirment cette prévision : il nous suffit d'examiner les fig. 29 et 30 de la pl. V. qui représentent deux sections successives dans un même rachis secondaire. La fig. 29 va nous permettre d'orienter ce rachis par

rapport au rachis primaire qui lui a donné naissance : sur cette figure le rachis secondaire porte encore fixée sur lui la sortie hâtive, qui en dérive h_a, et sur la face du quadruple opposée à cette sortie un profond sinus libérien ; le rachis primaire n'est pas visible sur la fig. 29, mais existe sur la préparation, il se trouverait à gauche (O_1, fig. 1, pl. I). Par comparaison avec la fig. 26, pl. V, nous en déduisons immédiatement que nous avons affaire à une demi-pièce sortante antérieure et nous avons donné aux pôles la notation correspondante : δ_1, δ_2, δ_3, δ_4. Voyons de quel côté se formera la première sortie sur ce rachis secondaire ; la fig. 30, pl. V, représente une section du même pétiole à un niveau plus élevé. C'est précisément cette section que nous avons étudiée au commencement de ce chapitre ; nous avons constaté le dédoublement des pôles δ_1 et δ_2, qui est un indice certain de la formation prochaine d'une pièce sortante sur la face $\delta_1\ \delta_2$ du quadruple. La première sortie du rachis secondaire apparaît donc bien, comme nous l'avions annoncé, sur la face $\delta_1\ \delta_2$, qui correspond aux deux premiers pôles formés et par suite : *le rachis secondaire se ramifie parallèlement au rachis primaire, dont il dérive.*

La question d'orientation est ainsi définitivement résolue ; toutefois, nous ne pouvons pas abandonner ce sujet sans faire remarquer l'harmonie qui préside à la constitution de chaque demi-pièce sortante. Substituons en effet à notre division du phénomène de la sortie en quatre phases, une division en deux temps, l'un correspondant à l'apparition des deux pôles δ_1 et δ_2, l'autre à l'apparition des deux pôles δ_3 et δ_4 ; entre les deux nous intercalerons un 3e temps pour les deux maxima libériens. Nous aurons alors : 1er temps : *apparition des deux pôles droits* δ_1 *et* δ_2 (phases I et II réunies) *homologues des deux pôles droits* Δ_d^a *et* Δ_d^p *de la pièce principale* et qui en leur qualité de premiers formés sont les plus avancés. — 2e temps : au cours des deux mêmes phases, *formation des deux maxima libériens homologues des deux maxima de la pièce mère.* Le premier de ces maxima ou maximum

interne est produit aux dépens du massif libérien latéral droit L_d de la pièce-mère ; dès la phase I on aperçoit dans ce massif latéral un changement d'allure dû à l'apparition de gros tubes criblés ; puis le massif se coupe horizontalement en deux parties, qui vont chacune se loger dans un sinus sous le pôle δ_1. Le deuxième maximum de chaque demi-pièce sortante ou maximum externe, s'établit dans une situation diamétralement opposée au premier entre les pôles δ_2 et δ_3 et est en relation directe avec le maximum libérien correspondant de la pièce mère. — 3e temps : enfin *achèvement de l'individualisation de la demi-pièce sortante par l'apparition des pôles gauches* δ_3 *et* δ_4, *homologues des pôles* Δ_g^p *et* Δ_g^a *de la pièce mère* (1).

Le parallélisme entre la pièce mère et la demi-pièce sortante se poursuit donc jusque dans tous les détails de l'édification de cette dernière. Nous résumerons ces considérations dans un nouvel énoncé :

Les deux moitiés de la pièce sortante sont orientées parallèlement à la pièce mère; une harmonie et une symétrie parfaites concourent à donner à chaque demi-pièce une constitution homologue de celle de la pièce principale. La première sortie du rachis secondaire apparaîtra sur le côté commandé par les pôles δ_1 *et* δ_2, *qui ont été les deux premiers individualisés.* Ceci montre que la fronde du *S. oldhamia* est bâtie sur le type catadrome, comme la plupart des feuilles ou frondes de l'époque houillère.

Le Stauropteris de Burntisland (*Ecosse*). — Williamson avait signalé la présence de *S. oldhamia* dans les nodules de Burntisland (41, page 687). Il s'agit en réalité d'une espèce différente. Tous les gros rachis de cette espèce nous offrent un bois plein, quadrangulaire, pourvu de quatre pôles. Ils sont plus gros, que les rachis de deuxième ordre de

(1) C'est cette division en trois temps que nous conserverons pour les rachis de 3e et 4e ordres à bois triangulaire.

S. oldhamia et se rapprochent de la moyenne des rachis de premier ordre. Ils se distinguent encore par les caractères suivants :

1° Les rachis de Burntisland ne présentent pas sous l'épiderme le tissu aérifère, que nous verrons si développé dans les pétioles types de *S. oldhamia*. Les fig. 58 et 59, pl. VIII, montrent que l'épiderme est partout directement en contact avec le tissu fondamental sclérifié.

2° Le quadruple ligneux a une forme en X ou en croix de St-André, mieux marquée, semble-t-il, que chez *S. oldhamia*. De plus les pôles Δ sont séparés du bord du massif ligneux par *une seule rangée* d'éléments scalariformes (fig. 55, 56 et 57, pl. VIII) : chez *S. oldhamia*, les pôles sont toujours séparés du bord du massif ligneux par *deux rangées* d'éléments scalariformes, même sur les rachis secondaires (fig. 31, pl. V).

3° Enfin sur les rachis de Burntisland, le bois est souvent rigoureusement tétrapolaire, étant réduit à ses quatre pôles fondamentaux Δ, non accompagnés de pôles satellites ; cela tient évidemment, à ce que le dédoublement des pôles Δ, se produit ici beaucoup plus lentement que sur les pétioles de Shore et d'Oldham. Nous rappelons qu'il est très rare de rencontrer ces derniers n'ayant pas plus de quatre pôles. En se reportant à la série de nos figures (pl. II à V), on constate en effet, que ce n'est que pendant un court instant après la libération de la double pièce sortante, que la pièce mère nous apparaît réduite à ses quatre pôles fondamentaux (fig. 26, pl. V). Bientôt après survient le dédoublement des pôles gauches, et la masse ligneuse est presque toujours redevenue hexapolaire, quand les deux rachis latéraux se détachent à droite du rachis primaire (fig. 25, pl. IV). Ceci est encore plus vrai des rachis de second ordre, qui se divisent plus rapidement, que ceux de premier ordre ; ils ont par suite toujours au moins six pôles.

Le dédoublement des pôles fondamentaux est très long à se produire dans les rachis de Burntisland. La fig. 54, pl. VIII représente un rachis tétrapolaire ; nous avons vu dix prépa-

rations successives dans ce même pétiole ; l'aspect du pétiole demeure le même sur les dix préparations, de sorte qu'il est très difficile de savoir quelle est la préparation inférieure. Pourtant la différence d'aspect entre le flanc droit et le flanc gauche du quadruple est caractéristique : les renflements ligneux plus importants commandés par les pôles droits sont un indice certain du prochain dédoublement de ces pôles et de la formation d'une sortie sur ce côté, tandis que l'aspect plus simple des régions polaires gauches avertit qu'une sortie vient d'avoir lieu sur cette face.

Il ne nous paraît pas douteux, d'après ce qui précède, que le *Stauropteris* de Burntisland ne soit une espèce différente du *S. oldhamia*. Ceci n'a rien de surprenant, étant donné que tous les auteurs s'accordent depuis longtemps pour regarder le gisement de Burntisland comme plus ancien, que ceux de Shore et d'Oldham. Nous avons proposé le nom de *S. burntislandica* pour la nouvelle espèce (1).

Nous nous empresserons d'ajouter que la structure de *S. burntislandica*, son mode de ramification sont à peu près identiques à ceux de *S. oldhamia*. La fig. 59, pl. VIII, qui représente un de ces rachis en voie de ramification, montre que l'analogie entre les deux espèces est réellement très grande. Aussi nous appliquerons sans hésiter aux rachis de Burntisland toutes nos conclusions relatives aux rachis de Shore et d'Oldham (2).

---

(1) *S. burntislandica* est accompagné d'*Heterangium Grievei* et de *Zygopteris duplex*, que l'on ne trouve pas à Shore et Oldham.

(2) Les fig. 55, 56 et 57, pl. VIII, comparées aux figures que nous avons données soit des rachis de 1er ordre, soit des rachis de second ordre de *S. oldhamia*, feront, mieux que de longues descriptions, sentir les petites différences, qui séparent les deux espèces ; la forme des coins ligneux, la forme des renflements récepteurs ne sont pas les mêmes de part et d'autre.

On remarquera sur nos figures 55, 56 et 57, les deux maxima libériens M_a, M_p, avec leurs gros tubes criblés, et les filaments mycéliens *myc.*, qu'ils contiennent ; le massif libérien latéral gauche avec ses tubes plus petits ; le massif latéral droit plus important en train de se diviser pour donner les deux sinus libériens internes de la double pièce sortante ; enfin, les éléments libériens, qui entourent la région polaire Δ_g^p, fig. 55.

CHAPITRE IV.

Rachis de 3e et 4e ordres à bois triangulaire. — Epuisement du quadruple de STAUROPTERIS OLDHAMIA. — Les aphlebia.

Les pétioles de 2e ordre à bois plein quadrangulaire en se ramifiant peuvent donner des rachis semblables à eux-mêmes, mais plus petits ; ils peuvent aussi donner des rachis à bois triangulaire ou en Y. Nous avons indiqué deux catégories de rachis à bois triangulaire : les uns pourvus de 2 pôles intérieurs à l'extrémité de chaque branche de l'Y sont hexapolaires ; les autres sont tripolaires seulement, ils sont une forme réduite des premiers.

Rachis de troisième ordre à bois triangulaire pourvu de 6 pôles. — Il semble au premier abord très difficile d'homologuer leurs diverses parties à celles des pétioles de 2e ordre à bois quadrangulaire. Nous n'y trouvons plus les deux maxima libériens caractéristiques du plan de symétrie principal, non plus que la masse ligneuse en croix de St-André ; au lieu de cela nous voyons trois massifs libériens alternant avec les trois branches de l'Y, qui paraissent identiques entre elles : l'organe aurait donc une symétrie ternaire. Mais si l'on examine une section d'un rachis à bois triangulaire au voisinage du point où il se ramifie, on constate que les trois branches de l'Y n'ont pas la même valeur (fig. 32, pl. VI). L'une des branches correspond à la pièce principale des rachis à bois quadrangulaire ; c'est elle qui équivaut ici à la croix de St-André. Les deux autres branches représentent chacune une demi-pièce sortante ; elles sont reconnaissables aux deux sorties hâtives, h_a, h_p, qui les accompagnent. Quant aux trois massifs libériens, deux sont les deux maxima libériens de la pièce principale ; ils sont en train de

fournir les maxima externes de la double pièce sortante ; le troisième est le massif libérien latéral droit, qui doit se couper horizontalement en deux pour donner les maxima internes de la double pièce sortante. La fig. 32, pl. VI, est tout à fait comparable à la fig. 18 pl. III. Nous avons pris pour le rachis à bois triangulaire des notations homologues de celles des pétioles à bois quadrangulaire : δ^p_d, δ^a_d, δ^p_g, δ^a_g désignent les quatre pôles de la pièce principale ou pôles fondamentaux ; les demi-pièces sortantes n'ont encore que deux pôles formés 1 et 2. La fig. 33, pl. VI, représente un rachis à bois triangulaire, à un stade plus avancé de la sortie ; il est comparable aux fig. 20, pl. IV, et 26, pl. V, que nous

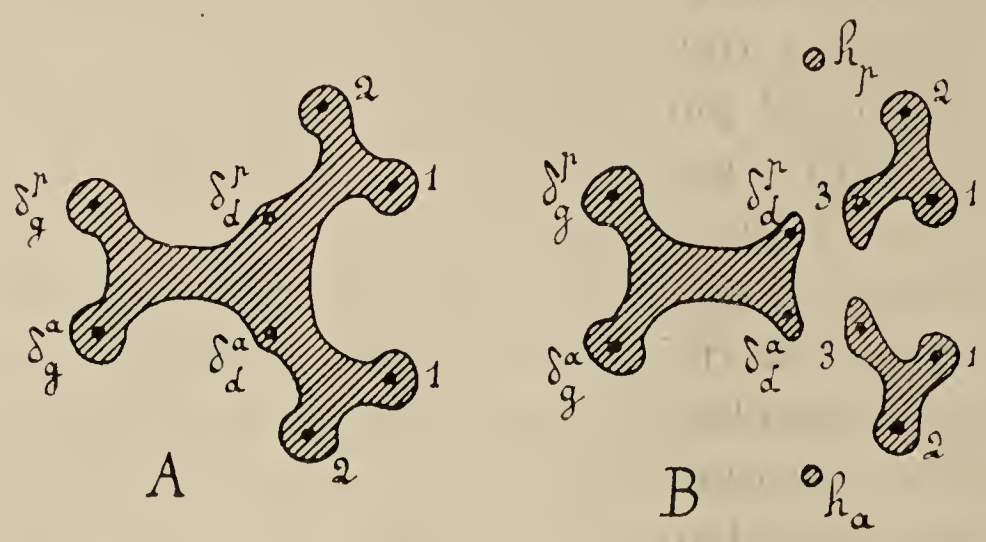


Fig. 6. — *S. oldhamia*, rachis de troisième ordre à bois triangulaire hexapolaire :

A, la masse ligneuse triangulaire ; δ^p_g, δ^a_g, pôles fondamentaux gauches de la pièc principale. — 1, 2, pôles appartenant aux deux demi-pièces sortantes. — δ^a_d, δ^p_d, points où apparaîtront les pôles fondamentaux droits de la pièce principale.

B, dislocation de la masse ligneuse triangulaire. La figure B doit être comparée aux fig. 4 et 5 du texte, représentant la ramification des rachis de 1er et 2e ordres.

avons données pour les gros pétioles : la masse ligneuse s'est divisée en ses trois composantes ; les demi-pièces sortantes ont maintenant trois pôles 1, 2 et 3, le quatrième apparaîtra par division du pôle 3 (fig. 6. B du texte). *Les rachis de la 3e catégorie se lisent donc comme ceux des deux premières. Ils ont le même mode de ramification et ne s'en distinguent que par l'aspect triangulaire de la masse ligneuse.*

Cet aspect si particulier est dû à deux causes : 1° à la présence d'une double pièce sortante en préparation qui demeure adhérente à l'un des flancs de la pièce-mère ; 2° à l'amincissement de la région centrale du quadruple ligneux, qui tend à s'allonger dans le plan droite-gauche, en même temps que son épaisseur se réduit à une rangée de vaisseaux scalariformes. Le même phénomène se produit aussi sur les deux demi-pièces sortantes, qui, en se construisant à l'image de la pièce principale, accentuent encore la forme en Y de tout l'ensemble. Nous retrouvons ici d'une façon frappante le parallélisme de structure entre la pièce mère et les deux pièces filles, que nous avions signalé à propos des pétioles de la 1re catégorie ; ce parallélisme a pour résultat une étroite ressemblance des trois branches de l'Y, qui ont presque le même volume, et paraissent identiques (A, fig. 6 du texte). Il est évident que tant que les sorties hâtives ne sont pas libérées, il peut être très difficile de savoir quelle est celle des trois branches qui est la pièce principale ; l'état du liber ne peut aider en rien, car le massif latéral droit a pris un aspect rappelant celui des deux maxima normaux.

Il peut arriver que les deux moitiés de la pièce sortante soient séparées dès leur naissance, ou du moins ne se touchent que par un point fort restreint, au lieu d'être réunis par une large bande d'éléments ligneux comme sur les pétioles des deux premières catégories. C'est ce que semble indiquer le rachis de la fig. 32, pl. VI, où la partie commune aux deux moitiés de la double pièce sortante se composerait au plus de deux gros vaisseaux.

Si nous suivons le mode d'apparition des pôles de la sortie dans les pétioles à bois triangulaire (fig. 6, texte), nous constaterons une variante plus importante par rapport à ce que nous avons vu sur les pétioles des deux premières catégories. La sortie se divise exactement en trois temps, conformément à l'ordre que nous avons indiqué, page 23 :

1er temps : le pôle δ_a^p de la pièce principale se divise en deux pôles : 1 et 2, qui seront les deux pôles droits de la demi-

pièce sortante. Le double renflement ligneux produit par ces deux pôles constitue l'extrémité d'une des branches de l'Y.

2e temps : en arrière des pôles 1 et 2 s'établissent deux sinus libériens diamétralement opposés (sinus interne et sinus externe), qui seront les deux maxima libériens de la demi-pièce sortante. Entre ces deux massifs s'allonge une lame ligneuse étroite, qui constitue la région centrale du bois de la demi-pièce.

3e temps : la pièce principale privée de ses deux pôles fondamentaux droits, qui sont passés dans les demi-pièces sortantes, *régénère* deux pôles fondamentaux : δ_d^p et δ_d^a. Ce sont ces deux pôles régénérés, qui en se divisant fournissent les pôles 3 de la sortie ; 3 se divisera pour donner 4, ou bien 4 apparaîtra à côté de 3.

Ainsi les deux pôles droits de chaque demi-pièce sortante ne s'attachent pas sur le même pôle que les deux pôles gauches, contrairement à ce qui se produisait dans les pétioles de premier ordre : les cordons trachéens droits de la sortie ne sont pas reliés directement aux cordons gauches. La fig. 7 du texte fera mieux saisir les différences du parcours trachéen dans les deux catégories de petioles.

Si nous examinons les mêmes phénomènes en descendant le rachis, nous voyons que les pôles 3 et 4 de la pièce rentrante fusionnent ensemble, puis avec le pôle δ_d^p de la pièce principale ; ce *pôle se termine plus bas en pointe libre ;* les pôles 1 et 2 de la pièce rentrante fusionnent de même entre eux ; le pôle résultant de leur fusion devient le pôle δ_d^p de la pièce principale.

Cette petite variante dans le parcours trachéen ne change absolument rien aux caractères généraux de la sortie, tels que nous les avons donnés chapitres II et III (1). Nous voyons au contraire que le rôle des pôles fondamentaux reste prépon-

(1) Elle nous rappelle seulement que le fait que des cordons trachéens s'éteignent en fusionnant deux à deux, ou au contraire en se terminant en pointe libre ne constitue pas une différence radicale de structure.

dérant dans la formation de cette sortie. Nous constatons en outre que la division de ce phénomène en trois temps est plus naturelle que la division en quatre phases, que nous avons dû adopter pour les pétioles de la 1re catégorie. Chez ces derniers la fusion de tous les pôles de la demi-pièce sortante, sauf peut-être le 4e, avec le même pôle fondamental nous a masqué un fait important, savoir : les deux pôles droits de la demi-sortie dérivent d'un même pôle ; les deux pôles gauches dérivent aussi d'un même pôle, — ou

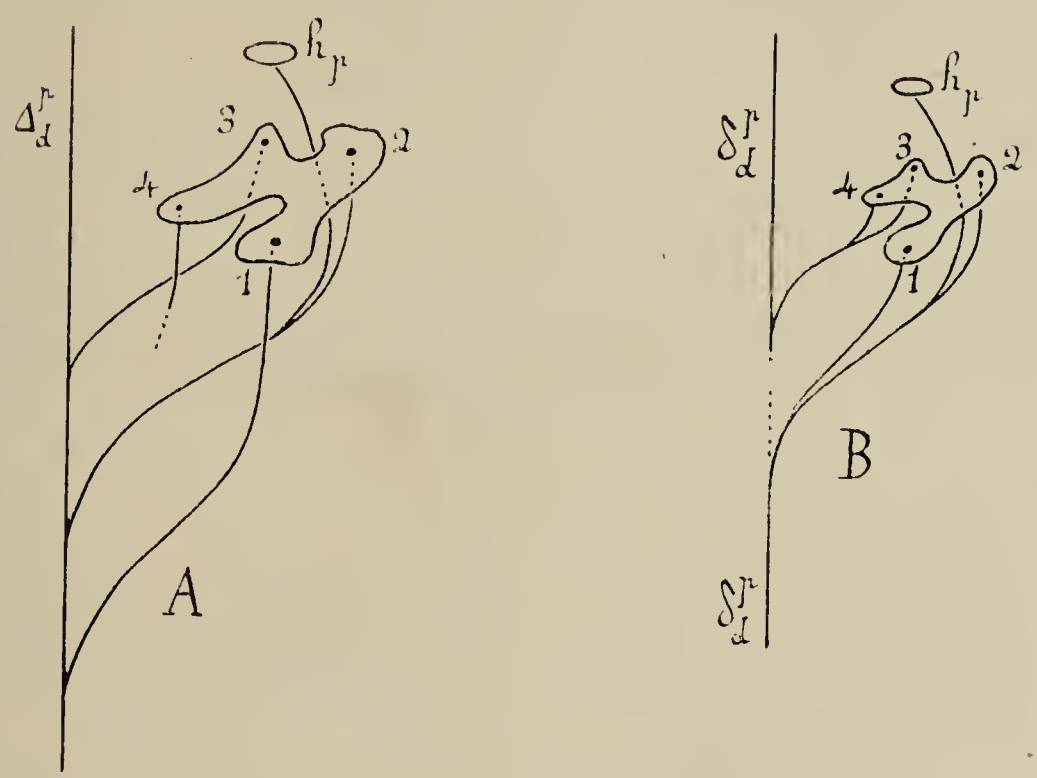


Fig. 7. — *Stauropteris oldhamia.* Parcours trachéens comparés dans les rachis de premier et troisième ordres :

A, parcours des cordons trachéens destinés à la demi-pièce sortante postérieure droite sur un rachis de premier ordre. — Δ_d^p, pôle fondamental postérieur droit.

B, même parcours sur un rachis de troisième ordre — δ_d^p, pôle fondamental postérieur droit.

1, 2, 3, 4, cordons trachéens de la demi-pièce sortante numérotés suivant leur ordre d'apparition.

h_p, sortie hâtive postérieure.

encore : *les deux pôles droits de la demi-pièce rentrante fusionnent en un pôle unique, les deux pôles gauches fusionnent de même en un pôle unique.* Ceci est pour nous une indication précieuse, si nous cherchons à savoir comment se fait la rentrée de la trace foliaire du *S. oldhamia* dans le stipe,

rentrée sur laquelle nous ne possédons jusqu'ici aucun renseignement. Nous pouvons prévoir dès maintenant que : *par fusion des deux pôles fondamentaux droits d'une part, des deux pôles fondamentaux gauches de l'autre, le quadruple de S. oldhamia se réduit en pénétrant dans le stipe à une seule masse ligneuse bipolaire à contour ovale.* Autrement dit : la rentrée de la trace foliaire du *S. oldhamia* est semblable à celle du *Z. bibractensis* (*R. Grayi*) et à celle du *Z. insignis* (*R. corrugata*). Nous reviendrons sur ce caractère qui nous permettra de montrer combien sont étroites les affinités des *Stauropteris* avec les Zygoptéridées.

Si les rachis de la 3e catégorie ne sont pas fondamentalement différents de ceux de la 2e, on conçoit qu'il y ait entre eux toutes sortes d'intermédiaires. La fig. 34, pl. VI, représente un de ces intermédiaires, c'est un petit rachis dont la pièce principale est nettement quadrangulaire malgré son faible volume ; la sortie est constituée par deux demi-pièces triangulaires, mais réunies par une large bande d'éléments ligneux. Par la forme du quadruple ligneux, ce rachis se rapproche de la 2e catégorie, mais le mode d'apparition des pôles de la sortie et son petit calibre tendraient plutôt à le classer dans la 3e. Avant la libération de la sortie, la masse ligneuse avait évidemment un aspect triangulaire très accusé. Il y a ainsi des intermédiaires que l'on peut hésiter à ranger dans la 2e ou la 3e catégorie.

Rachis de quatrième ordre à bois triangulaire tripolaire. — La fig. 33, pl. VI, représente un rachis de la 3e catégorie en voie de ramification ; les deux demi-pièces sortantes sont complètement séparées de la pièce mère. Nous noterons en passant que celle-ci tend à reprendre une forme en Y ; bien que les deux pôles gauches δ_g^a et δ_g^p ne soient pas encore dédoublés, ce qui fait que la masse ligneuse est momentanément tétrapolaire, les renflements ligneux plus importants, correspondant aux pôles gauches, annoncent qu'il y a une sortie en préparation sur cette face : une sortie gauche ne

tardera pas à succéder à la sortie droite, et c'est pourquoi le bois des rachis de la 3e catégorie conserve toujours son aspect triangulaire. Chaque demi-pièce sortante a nettement la forme en Y (fig. 6, B, du texte). Elle n'a en ce moment que trois pôles : deux pôles droits 1 et 2, et un pôle gauche, qui représente en réalité 3 et 4 confondus. Il suffit que chacun des trois pôles se dédouble, pour que la demi-pièce sortante devienne hexapolaire comme la pièce mère qui lui a donné naissance, et nous voyons dans ce cas que celle-ci se sera divisée en trois pièces sensiblement égales entre elles, mais non équivalentes : l'une est le prolongement du rachis d'ordre n, les deux autres sont destinées à deux rachis d'ordre $n + 1$.

Si au contraire les trois pôles de chaque demi-pièce sortante ne se dédoublent pas, nous voyons que les rachis d'ordre $n + 1$, ainsi produits appartiendront à notre 4e catégorie de rachis : rachis à bois triangulaire tripolaire. Les pôles 1 et 2

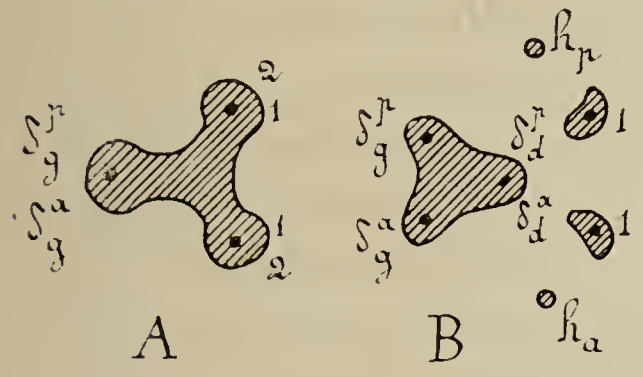


Fig. 8.— *S. oldhamia*, rachis de quatrième ordre à bois triangulaire tripolaire.

A, la masse ligneuse triangulaire.
B, dislocation du système complexe au niveau de la ramification.

La fig. B, doit être comparée aux fig. 4, 5 et B, fig. 6 du texte, représentant la ramification des rachis de 1er, 2e et 3e ordres.

qui sont les premiers formés sont les pôles fondamentaux droits de notre rachis d'ordre $n + 1$: δ_d^a et δ_d^p ; le pôle 3 représente les pôles gauches : δ_g^a et δ_g^p, qui sont en retard et demeurent confondus (fig. 8, du texte).

Tout rachis tripolaire peut donc s'orienter parallèlement au rachis hexapolaire que nous avons étudié et il se lit exactement comme ce dernier : son bois représente une pièce principale (quadruple) *portant sur le flanc droit une double pièce sortante en préparation.*

Nous pouvons dire en effet que le pôle fondamental δ_d^p, de la pièce principale de notre rachis tripolaire représente en réalité les deux pôles : 1 et 2 d'une demi-pièce

sortante postérieure, pôles qui seraient encore confondus : le pôle fondamental $\delta''_{\prime\prime}$ représente de même les deux pôles confondus d'une demi-pièce sortante antérieure.

Bien entendu l'orientation des pétioles tripolaires n'est possible avec certitude que lorsque la sortie est suffisamment avancée ; à tout autre niveau, on ne peut pas faire de distinction entre les trois branches de l'Y.

Les rachis à bois tripolaire de *S. oldhamia*, malgré leur faible calibre, continuent néanmoins à se ramifier, en donnant naissance à de nouveaux rachis à bois tripolaire, mais qui ne subissent qu'une diminution de volume insignifiante. Bien que le bois n'ait plus alors que quelques éléments, les pôles n'en sont pas moins aussi nettement intérieurs que sur les rachis des autres catégories.

Les petits rachis à bois triangulaire, tant hexapolaire que tripolaire, se trouvent en nombre considérable sur les préparations *tr.*, (fig. 35 et 36, pl. VI). Malgré l'obliquité des sections ou le mauvais état de conservation, on apprend facilement à les reconnaître et on n'hésite pas à leur accorder à tous la même structure. D'ailleurs toutes les fois que l'on aperçoit un rachis à bois tripolaire en voie de ramification, on y distingue aussitôt une pièce principale, et deux demi-pièces sortantes, flanquées de deux sorties hâtives ; c'est-à-dire que même sur des rachis très petits, on retrouve l'aspect caractéristique présenté par les gros pétioles au niveau de leur ramification (B, fig. 8 du texte).

Nous pouvons donc dire que la masse libéro-ligneuse du Stauropteris oldhamia conserve tous ses caractères, jusque dans un état de réduction extrêmement avancé : tant que la masse ligneuse possède un nombre suffisant d'éléments, on peut y reconnaître trois pôles intérieurs, et par conséquent la structure et le mode de ramification du quadruple demeurent typiques, malgré la réduction du nombre des pôles. (Comparer les fig. : B, fig. 8 ; B, fig. 6 ; fig. 5 et fig. 4 du texte).

Fines ramifications. — Les plus fines ramifications de la

fronde de *S. oldhamia* ont une masse libéro-ligneuse indéterminée, le plus souvent arrondie (facies unipolaire), parfois allongée (facies bipolaire).

Il est facile de les relier aux ramifications de la 4e catégorie à bois tripolaire. Prenons en effet un de ces rachis suffisamment épuisé, avec ses trois pôles (A, fig. 8 du texte) : δ_d^a et δ_d^p à droite, δ_g^a et δ_g^p confondus à gauche ; δ_d^p, comme nous l'avons dit ci-dessus, représente en réalité les pôles 1 et 2 confondus, destinés à la demi-pièce sortante postérieure droite. Supposons que celle-ci s'isole, sans que les pôles 1 et 2 se soient séparés et sans qu'il y ait eu production des pôles 3 et 4 : nous obtenons précisément une fine ramification à facies unipolaire, c'est-à-dire à faisceau indéterminé avec trachées centrales et bois et liber concentriques (B, fig. 8 du texte).

Si la pièce principale après la libération de la double pièce sortante dédouble son pôle gauche δ_g^p, δ_g^a en ses 2 composants et régénère un pôle droit δ_d^p, δ_d^a, elle reprendra un facies tripolaire. Mais on conçoit aussi que la masse ligneuse, si elle est suffisamment réduite, se divise simplement en trois masses unipolaires, équivalentes en apparence, deux d'entre elles étant accompagnées de deux sorties hâtives. De toute façon nous arrivons finalement à des masses indéterminées à pôle central (*un.*, fig. 35 et 36, pl. VI).

On rencontre parfois des sections à facies bipolaire. Elles paraissent être toujours des sections à facies unipolaire en voie de division : la masse libéro-ligneuse s'allonge un peu et se coupe en deux masses à facies unipolaire.

Chaque masse à facies unipolaire paraît bien posséder un pôle trachéen, entouré d'un petit nombre d'éléments scalariformes, fig. 38 et 41, pl. VI ; fig. 51, pl. VII. Il n'y a plus à chercher ici le mode de ramification typique de *S. oldhamia* avec pièce principale, pièces sortantes et sorties hâtives. La masse libéro-ligneuse des fines ramifications s'épuise rapidement pour se terminer en pointe libre. On voit souvent des sections réduites à trois éléments ligneux ou à un seul

élément ; cet élément est une trachée ou bien un vaisseau scalariforme soumis à une forte élongation, ce qui lui fait prendre un aspect annelé.

En résumé, les masses libéro-ligneuses indéterminées des fines ramifications représentent les réduites extrêmes du quadruple de la fronde de *Stauropteris oldhamia*.

Sorties hâtives. Aphlebia. — C'est un des faits les plus frappants de l'émission de la pièce sortante de *S. oldhamia*, que la production de deux masses ligneuses, qui s'échappent rapidement l'une vers la face postérieure et l'autre vers la face antérieure du rachis. *Ce sont toujours les pôles 2 de la double pièce sortante, les seconds formés par conséquent, qui donnent naissance à ces sorties hâtives un peu avant la libération complète de la double pièce sortante.* Nous avons mis à profit ce phénomène au cours de notre étude des diverses catégories de rachis, soit pour l'orientation des pétioles, soit pour la distinction des différentes parties entrant dans la composition d'une masse ligneuse complexe : la présence des deux sorties hâtives est aussi constante que celle des deux demi-pièces sortantes, qu'elles accompagnent.

La masse ligneuse destinée à la sortie hâtive est arrondie ; c'est une espèce de bourgeonnement d'éléments ligneux, qui se produit autour du pôle n° 2 ; à sa naissance elle a fréquemment l'aspect d'une masse indéterminée avec pôle central (h_a et h_p, fig. 21 et 22, pl. IV). Toutefois, il n'y a probablement pas de trachées. Le volume de cette masse est variable ; elle est d'autant plus développée que le rachis qui l'a produite est plus gros ; elle comprend 8 ou 10 éléments ligneux sur les pétioles triangulaires de la 3me catégorie, beaucoup plus sur les gros pétioles ; leur nombre augmente à mesure qu'elle s'éloigne du pôle n° 2 dont elle dérive : fig. 49, pl. VII. Elle montre déjà des signes de division alors qu'elle est encore plongée dans le tissu fondamental du rachis support, fig. 46, pl. VII. Elle se divise très rapidement

en masses plus petites, qui se rendent chacune dans une petite ramification où elles se divisent de nouveau.

Les sorties hâtives les plus fortes nous ont toujours paru être à l'état de faisceau indéterminé ; c'est en vain que nous avons essayé de les comparer au bois triangulaire tripolaire des petits rachis. Même lorsque la masse ligneuse est assez grosse, elle semble ne pas avoir de pôles et elle se fragmente bientôt en masses plus petites sans avoir pris une structure plus différenciée.

Comme nous l'avons indiqué, c'est le pôle n° 2 de la demi-pièce sortante qui prend seul part à la formation de la sortie hâtive ; il n'y a jamais émission sur le pôle n° 1 d'une pièce semblable. Néanmoins, nous pensons qu'il faut considérer cette formation comme *une sortie hâtive réduite à une demi-pièce sortante*. Si n est le numéro d'ordre du rachis principal, les sorties hâtives sont des ramifications d'ordre $n + 2$, car c'est sur la masse ligneuse destinée au rachis d'ordre $n + 1$, qu'elles s'attachent.

Les formations aphlébioïdes sont fréquentes chez les plantes houillères ; il y en a de plusieurs sortes :

1° Les unes sont des expansions minces et plissées, souvent très grandes, en forme d'oreilles ou triangulaires et laciniées, fixées sur la base du rachis primaire au-dessus de la région d'insertion des pennes primaires normales. Nous citerons les exemples bien connus des *Cyclopteris*, qui couvraient la base du pétiole des *Nevropteris*, et des *Aphlebia* très découpées qui occupaient la même place sur le pétiole des *Odontopteris*.

2° Une autre sorte de formations aphlébioïdes est représentée par des pinnules semblables ou identiques aux pinnules normales de la feuille, et qui sont fixées sur le rachis primaire (ou plus généralement d'ordre n de la feuille) entre les points d'insertion de deux pennes primaires (ou rachis d'ordre $n + 1$). On observe ces pinnules aphlébioïdes chez le *Nevropteris gigantea* Sternb. et chez le *N. pseudogigantea* Potonié.

3° Les formations aphlébioïdes de la 3me sorte sont diffé-

rentes des productions normales de la feuille. Elles sont très divisées, laciniées, et sont fixées sur les rachis d'ordre n, dans l'angle d'insertion des rachis d'ordre $n + 1$. Ce sont comme des *stipules* placées à la base des rachis d'ordre $n + 1$. Les aphlebia du *Pecopteris dentata*, des *Corynepteris*, etc., appartiennent à cette catégorie, et on les a rapprochées des aphlebia analogues comme forme et comme position que l'on trouve chez les Gleichéniées actuelles (les *Mertensia* par ex.). Ces aphlebia paraissent avoir la valeur de ramifications d'ordre $n + 2$, émises hâtivement par le rachis d'ordre $n + 1$, avant sa séparation complète d'avec le rachis d'ordre n. C'est à cette dernière catégorie qu'appartiennent les sorties hâtives du *S. oldhamia*.

Les aphlebia du *Stauropteris* constituent des houppes filamenteuses fixées tantôt sur le rachis d'ordre n, tantôt sur le rachis d'ordre $n + 1$. La fig. 49, pl. VII, représente la sortie hâtive postérieure droite du gros rachis de la pl. V. Cette sortie est coupée bien transversalement ; on voit qu'elle comprend un grand nombre de petits éléments scalariformes tous semblables entre eux ; c'est une masse indéterminée sans trachées. La fig. 46, pl. VII, représente une sortie hâtive beaucoup plus grosse que la précédente ; la masse ligneuse est lobée irrégulièrement, ce qui est dû aux divisions prochaines, qu'elle va subir, mais elle demeure néanmoins à l'état indéterminé. Enfin la fig. 59, pl. VIII, représente un gros rachis de *Stauropteris burntislandica* en voie de ramification avec les faisceaux de filaments résultant de la fragmentation des sorties hâtives h_a, h_p ; ces houppes s'insèrent exactement au-dessous du point de jonction des rachis secondaires et du rachis primaire. Sur la fig. 29, pl. V, nous voyons que la sortie hâtive, au lieu de demeurer attachée au rachis principal d'ordre n, a été entraînée sur le rachis d'ordre $n + 1$, dans lequel s'est rendue la demi-pièce sortante antérieure. Très régulièrement l'une des ramifications de l'aphlebia est dirigée horizontalement et tend à s'enrouler autour du rachis d'ordre n.

Conclusions du Chapitre IV.

I. — La masse libéro-ligneuse de tous les rachis de la fronde de *Stauropteris oldhamia*, quelque soit leur numéro d'ordre, tant qu'elle n'est pas tombée à l'état indéterminé, a une structure uniforme : c'est un quadruple, ou un ensemble de 4 massifs ligneux commandés chacun par un pôle intérieur : le quadruple ligneux est entouré de liber, qui forme deux maxima, l'un antérieur, l'autre postérieur et deux massifs latéraux. La figure du quadruple peut être masquée par une sortie en préparation sur l'un de ses flancs.

II. — Le mode de ramification demeure constant dans tous les rachis, tant que la masse libéro-ligneuse n'est pas tombée à l'état indéterminé : chaque rachis porte donc quatre files de ramifications émises par paires; les deux rachis latéraux d'une même paire sont plus ou moins coalescents à leur base et accompagnés chacun d'une aphlebia. La ramification de la fronde du *S. oldhamia* est un phénomène dont toutes les phases sont parfaitement définies et se succèdent dans un ordre déterminé. Il est caractéristique de la plante chez laquelle on l'observe ; il dénote une plante extrêmement différenciée et très adaptée.

III. — Les rachis d'ordre $n + 1$ sont orientés *parallèlement* au rachis d'ordre n qui les porte.

IV. — La fronde du *S. oldhamia* est pourvue sur tous ses rachis d'*aphlebia* formant des faisceaux de filaments ramifiés; ces aphlebia ont la valeur de ramifications d'ordre $n + 2$, et s'insèrent soit sur le rachis d'ordre n, à la base du rachis d'ordre $n + 1$, soit sur la base même du rachis d'ordre $n + 1$. Le système libéro-ligneux de ces aphlebia est toujours à l'état indéterminé.

V. — Les étapes successives de transformation du quadruple de *S. oldhamia* depuis le stipe, jusqu'aux fines ramifications sont les suivantes :

1. — Il est probable que la trace foliaire de *S. oldhamia*

au voisinage du stipe est une masse libéro-ligneuse bipolaire. Par dédoublement de chacun des deux pôles, cette masse devient un quadruple à bois divisé en quatre massifs, séparés au centre par du liber (Rachis de premier ordre). Il y a quatre pôles fondamentaux intérieurs au bois. Les deux ou quatre pôles supplémentaires, qui peuvent s'y adjoindre, sont destinés à la double pièce sortante et prennent tous naissance sur les pôles fondamentaux.

2. — Une première réduction du quadruple consiste dans la coalescence des quatre massifs ligneux en une masse de bois pleine (Rachis de deuxième ordre).

3. — Une réduction plus importante consiste dans l'extinction périodique des pôles fondamentaux de la pièce principale : le pôle fondamental passe dans la demi-pièce sortante correspondante, où il se divise en deux, et n'est régénéré que tardivement ; la double pièce sortante en préparation demeure en coalescence avec la pièce principale, qui prend ainsi un aspect triangulaire. Il y a en général 6 pôles : 2 appartiennent à la pièce principale, 2 à la demi-pièce sortante antérieure, 2 à la demi-pièce sortante postérieure (Rachis de troisième ordre).

4. — La réduction suivante consiste dans le dédoublement tardif, ou même le non dédoublement des pôles des rachis hexapolaires. Il n'y a en général que 3 pôles : 1 pour la pièce principale, 1 pour la demi-pièce sortante antérieure et 1 pour la demi-pièce sortante postérieure. Chacun représente 2 pôles confondus (Rachis de quatrième ordre).

5. — Comme terme extrême de réduction du quadruple de *S. oldhamia*, nous avons une masse libéro-ligneuse indéterminée à pôle central (Fines ramifications).

CHAPITRE V.

HISTOLOGIE.

Le Bois primaire. — Il se compose de vaisseaux scalariformes typiques, à contour prismatique ; les échelons sont disposés horizontalement, perpendiculairement aux arêtes du prisme et très régulièrement espacés. Sur les petits vaisseaux entourant le pôle, la raie séparant deux échelons consécutifs est seulement plus large. Le calibre des vaisseaux ligneux croît régulièrement en allant du pôle vers le centre du rachis.

Le pôle de différenciation ligneuse est évidemment intérieur au bois ; il est séparé de la périphérie du massif ligneux par deux rangées d'éléments scalariformes, quelquefois davantage (fig. 13, pl. II, fig. 14. 15, 16, 17, pl. III, etc.). Si sur certaines sections, il semble périphérique, cela est dû au mauvais état de conservation, qui fait que les éléments scalariformes entourant le pôle vers l'extérieur ont été altérés ou détruits. Le pôle est occupé par une trachée, qui est parfois décollée d'avec les éléments voisins. Une section longitudinale passant par un pôle de *S. oldhamia* montre que l'élément trachéen est parcouru par un ruban d'épaississement, enroulé en hélice à spires plus ou moins serrées. Sur la fig. 43, pl. VII, les petits éléments scalariformes extérieurs ont précisément leurs parois altérées et ne montrent pas leurs ornements, de sorte que la trachée paraît tout à fait périphérique ; c'est d'ailleurs à cette circonstance qu'on doit d'apercevoir l'hélice de la trachée avec tant de netteté, malgré l'épaisseur de la préparation.

Dans les gros rachis le quadruple ligneux est divisé en

quatre massifs. Le centre est occupé par du liber, *l. i.* (fig. 10, pl. II). Des vaisseaux scalariformes peuvent d'ailleurs se différencier entre les quatre massifs ligneux. Ce phénomène est très apparent sur les fig. 10 et 11, pl. II ; fig. 14, pl. III, où l'on voit les massifs ligneux tendre à gagner vers le centre et à s'unir les uns aux autres au moyen d'éléments scalariformes tardifs, qui sont plus petits que les gros vaisseaux adjacents.

Sur les rachis à bois quadrangulaire la masse ligneuse est pleine, sans intercalation de liber.

Sur les petits rachis à bois triangulaire (fig. 32, pl. VI), la masse ligneuse subit une réduction considérable ; le centre même du quadruple est formé par une seule rangée de gros vaisseaux scalariformes. Les régions polaires apparaissent comme des renflements à contour circulaire, portés à l'extrémité de courts pédoncules. Le pôle demeure cependant aussi nettement intérieur que sur les gros pétioles (1) ; il n'est plus enveloppé ici que par une seule assise de petits éléments scalariformes.

Enfin dans les fines ramifications (fig. 38, pl. VI, fig. 51, pl. VII), qui ne contiennent que quelques éléments scalariformes, il semble encore y avoir une trachée centrale. Nous avons vu que la masse ligneuse des sorties hâtives paraît au contraire composée uniquement d'éléments scalariformes de petit calibre, sans trachées (fig. 46 et 49, pl. VII). Nous n'avons jamais observé de bois secondaire dans les pétioles de *S. oldhamia*.

Liber. — Nous avons signalé à plusieurs reprises le contraste qui existe entre le liber des maxima médians situés, sur l'axe de symétrie principale, et celui des massifs latéraux, situés sur l'axe de symétrie accessoire. Les maxima médians sont pourvus de gros tubes criblés, fréquemment au nombre

(1) Nous ne pouvons pas dire qu'il y ait toujours une trachée ; mais du moins la place qu'elle occuperait est toujours nettement indiquée.

de trois et groupés au centre du massif (1). Autour viennent une série de tubes libériens de petit calibre, séparés du bois par une couche d'amylome. Les massifs latéraux ont un aspect tout différent : souvent la partie centrale est occupée par une rangée d'éléments un peu plus gros, *alignés* parallèlement à la face du quadruple ligneux et non pas groupés. Le calibre de ces éléments est d'ailleurs inférieur à celui des gros tubes criblés des massifs médians. L'alignement des tubes criblés des massifs latéraux est bien net sur les pétioles de la 2e catégorie à bois quadrangulaire (Voir les fig. 28 et 31 de la pl. V). Le massif latéral droit (fig. 31, pl. V), ne tarde pas à changer d'aspect ; le nombre des gros éléments augmente ainsi que leur calibre ; nous savons que ce massif doit se couper en deux pour fournir les sinus libériens internes de la double pièce sortante.

Sur les gros rachis, le liber s'avance jusqu'au centre entre les quatre massifs ligneux. Il est représenté par de petites cellules à parois minces (fig. 14, pl. III).

Les quatre massifs libériens sont réunis les uns aux autres par des éléments à parois minces, qui font le tour des régions polaires. Ces éléments sont presque toujours dans un état de destruction ou d'écrasement tel, que leur examen est rendu très difficile ; leur nature libérienne n'est pourtant pas douteuse. Sur le rachis à bois quadrangulaire de la fig. 31, pl. V, tous ces éléments libériens circumpolaires sont à l'état de fibres primitives ; il en est probablement de même pour les gros rachis de la 1re catégorie et pour les rachis à bois triangulaire.

L'assise péricambiale fournit également les couches les plus externes des quatre massifs libériens. Elle est enveloppée elle-même par l'endoderme.

Nous retrouvons les mêmes caractères sur les rachis du

---

(1) Dans la nouvelle édition de ses *Studies*, M. le Dr Scott figure une section transversale de *S. oldhamia* avec un grand nombre de gros tubes criblés dans les maxima libériens.

Stauropteris burntislandica (voir pl. VIII). Le liber des massifs médians présente ses deux ou trois gros tubes criblés caractéristiques ; le liber du massif latéral gauche est nettement différent ; il forme une bande étroite, aplatie contre la face latérale du quadruple ligneux (L_g, fig. 55, pl. VIII). Le liber du massif latéral droit rappelle au contraire beaucoup celui des maxima médians. Les petits éléments libériens circumpolaires sont bien représentés sur la fig. 55, pl. VIII. On observera que le pétiole est parcouru par de nombreux filaments mycéliens, qui sont surtout abondants sur le maximum libérien postérieur. Ces filaments sont coupés transversalement (*myc.*, fig. 55).

M. le Dr Scott a constaté, sur de très bonnes préparations, que les tubes libériens présentaient sur leurs faces latérales des plages criblées, rappelant tout à fait par leur disposition les plages criblées habituelles aux Fougères. Nous avons cherché à voir ces ornements sur nos préparations, mais sans grand succès : la conservation de nos spécimens est en effet insuffisante ; le meilleur état que nous ayons observé est représenté fig. 42 et 44, pl. VII. Ce sont des éléments libériens appartenant à l'un des deux maxima médians des gros rachis ; ils sont vus en coupe oblique ; la paroi de ces éléments présente un réseau hexagonal d'aspect assez grossier, dont les mailles correspondent très probablement aux plages criblées. Toutefois il se pourrait que ces ornements soient dus en réalité à une altération particulière de la paroi. Nous les avons vus surtout sur les sections obliques, quand les tissus étaient suffisamment bien conservés.

Sur les ramifications d'ordre de plus en plus élevé de *S. oldhamia*, le liber perd peu à peu ses caractères. La différence de facies entre les maxima médians et les massifs latéraux subsiste assez longtemps sur les rachis à bois quadrangulaire. Elle est encore très nette sur le petit rachis de la fig. 34, pl. VI. Elle s'efface beaucoup sur les rachis à bois triangulaire : les éléments des maxima libériens sont alors à peine plus gros que ceux des massifs latéraux ; il suffit

que la conservation ne soit pas très bonne ou que la préparation soit défectueuse (coupe trop épaisse, par exemple), pour que toute distinction devienne impossible entre les deux massifs médians et le massif latéral droit (fig. 32, pl. VI).

Sur les rachis à bois triangulaire tripolaire (fig. 37, pl. VI) les massifs libériens occupant les trois faces du triangle, n'ayant plus tous trois que de petits éléments, semblent identiques entre eux. Enfin sur les fines ramifications, le liber forme une ou deux couches de petits éléments autour du bois (fig. 38, pl. VI. fig. 51, pl. VII).

Tissu fondamental sclérifié. — Tissu aérifère. — Epiderme. — La plus grande partie du tissu fondamental de la fronde de *S. oldhamia* est constituée par des éléments sclérifiés, dont le calibre va en décroissant régulièrement du centre vers la périphérie ; l'épaisseur des parois augmente au contraire à mesure qu'on s'éloigne du centre (*tf. s.*, fig. 15, pl. III). Les parois portent un réseau de ponctuations grossières. Le tissu fondamental sclérifié forme deux couches (*tf. s'*, *tf. s''*, fig. 13, pl. II), qui paraissent fréquemment très distinctes : l'une interne à gros éléments avec parois peu épaissies ; l'autre externe à petits éléments avec parois fortement épaissies. Cette division en deux couches est due à l'écrasement de deux ou trois assises de cellules moyennes intercalées entre elles. Ce phénomène, que l'on observe d'une façon très constante, surtout sur les gros pétioles de *S. oldhamia*, paraît s'être produit lors de l'empilement des débris végétaux et non pas du vivant de la plante ; là où il n'a pas lieu, il y a continuité entre les deux couches du tissu sclérifié. La distinction n'est cependant pas tout à fait artificielle, car la couche externe est plus imprégnée de produits bruns, plus fortement colorée que la couche interne. En outre la couche externe montre souvent des traces d'arrangement radial ; mais nous n'avons jamais observé de véritage liège.

La région extérieure du tissu fondamental est différenciée en tissu aérifère ; ce tissu n'existe pas chez le *S. burntislan-*

dica, où l'épiderme est partout directement en contact avec le tissu fondamental, comme le montre la fig. 58, pl. VIII. Le tissu aérifère du *S. oldhamia* est formé par des cellules à parois minces, allongées radialement ; elles laissent entre elles de grandes lacunes, et sont réunies ça et là par des éléments tangentiels. Ce tissu est souvent écrasé ou bien arraché avec l'épiderme qui le recouvre ; il est fréquemment très développé et peut comprendre jusqu'à trois et quatre rangées de cellules columnaires (voir fig. 45 et 47, pl. VII). La présence de ce tissu délicat et peu résistant provoque des plissements et des rides plus ou moins compliquées de la surface de la fronde ; parfois les culs de sac qui en résultent sont rencontrés transversalement par la coupe ; on voit alors, au voisinage de la surface d'un gros rachis, de petites sections semblables à de fines ramifications, mais ne contenant que du tissu aérifère entouré par un épiderme, et qui figurent au premier abord des organes spéciaux (*t. a.*, fig. 50, pl. VII). Il est possible que ces expansions aient suppléé à l'absence complète de limbe foliaire ; le tissu aérifère, doit être en effet considéré, d'après M. le Dr Scott, comme un tissu chlorophyllien ; il présente sur certaines sections un aspect palissadique très net (*t. a.*, fig. 41, pl. VI).

L'épiderme est très simple (*ép.*, fig. 45, pl. VII) : en section transversale il est composé de cellules rectangulaires ou carrées, toutes semblables entre elles. Il ne porte pas de poils, ni d'expansions d'aucune sorte, analogues à celles que l'on rencontre si communément chez les Zygoptéridées, et qui servent parfois à caractériser les membres de cette famille. Il présente de loin en loin des stomates ; on ne les aperçoit que très rarement en section transversale ; ces stomates sont donc relativement peu nombreux. Les cellules stomatiques sont petites ; leurs dimensions sont la moitié de celles des cellules épidermiques : elles ne produisent qu'une saillie très légère à la surface ; elles laissent entre elles une étroite ouverture, qui donne accès dans une toute petite chambre du tissu aérifère (fig. 48, pl. VII). Vu de face le stomate se présente

avec l'aspect classique (*st.* fig. 39 et 40, pl. VI). Il est sensiblement plus court que les cellules épidermiques voisines.

Un phénomène remarquable est l'allongement des cellules du tissu fondamental et des cellules épidermiques, ce qui dénote une croissance rapide de l'organe. Cet allongement est surtout frappant sur les fines ramifications. La fig. 39, pl. VI, représente une fine ramification encore enroulée en crosse à son extrémité. Sur une portion, l'épiderme est vu de face, avec ses cellules très allongées et deux stomates. Sous cette section s'en trouve une autre coupée longitudinalement et un peu obliquement, sur laquelle les cellules du tissu fondamental sont aussi très allongées (fig. 41, pl. VI).

Sur les ramifications à bois triangulaire (fig. 37, pl. VI), nous retrouvons le tissu sclérifié avec ses deux couches très nettes : la couche interne avec ses parois minces, la couche externe avec ses éléments fortement colorés ; le tissu aérifère provoque des plissements de la surface plus ou moins régulièrement disposés. Sur les fines ramifications le tissu fondamental se réduit à quelques assises de cellules à parois à peine épaissies (fig. 51, pl. VII). Il est entouré d'un tissu à parois minces et délicates, qui représente le tissu aérifère et qui est plus ou moins écrasé, *t. a.* ; souvent il n'est composé que d'une seule assise de cellules palissadiques bien visible, sur une coupe longitudinale (*t. a.*, fig. 41, pl. VI). L'épiderme conserve ses caractères. Nous savons que ces fines ramifications sont dépourvues de toute expansion limbaire.

Histogénie. — Sur quelques préparations nous avons rencontré des frondes de *Stauropteris oldhamia*, où la différenciation des tissus n'était pas terminée. En particulier nous avons eu des sections transversales au niveau de la ramification, présentant un aspect assez curieux ; tandis que les deux moitiés de la double pièce sortante étaient complètement différenciées, la masse libéro-ligneuse principale était encore presque toute entière à l'état de procambium ; seuls les pôles trachéens étaient formés et entourés d'un petit nombre de

vaisseaux scalariformes. Les pôles sont donc intérieurs au bois dès leur apparition. Le reste de la masse était formé par des cellules à parois minces en voie de cloisonnement.

Sur une section longitudinale, la fronde se termine par une surface arrondie, englobant une masse de cellules en voie de cloisonnement; les jeunes ramifications enroulées en crosse, sont rabattues sur le sommet de l'organe ; les futures cellules épidermiques sont pourvues de gros noyaux.

De tout ceci, il résulte que la fronde du *S. oldhamia* paraît avoir conservé un certain temps la propriété de croître par son extrémité.

CHAPITRE VI.

LES FRUCTIFICATIONS DU STAUROPTERIS OLDHAMIA.

Elles ont été décrites en 1905 par M. le Dr D. H. Scott (31) et nous n'avons rien à ajouter aux observations de cet auteur. Toutefois, nous croyons utile de reproduire ici ses principaux résultats.

Les fructifications de *S. oldhamia* sont des sporanges sphériques, d'assez grande taille, tous semblables entre eux, qui étaient portés à l'extrémité des dernières ramifications de la fronde. Leur diamètre est égal à plus de trois fois celui des fines ramifications ; la branche pédicellaire s'amincit sous le sporange, de sorte que le point d'attache est relativement très petit, eu égard au volume de l'objet ; les sporanges devaient se détacher facilement. Aussi, si on les trouve souvent disséminés en très grand nombre sur les préparations, il est rare d'apercevoir leur connexion avec les fines ramifications.

Cette connexion paraît néanmoins certaine, d'après les études minutieuses de M. le Dr Scott, qui a figuré quatre exemples très nets de sporanges pédicellés. Le pédicelle est vu sur ces figures en coupe longitudinale ou oblique ; on y distingue le système libéro-ligneux, un tissu fondamental à parois peu épaissies, puis le tissu aérifère réduit à une seule couche de cellules columnaires, et l'épiderme normal. Le pédicelle paraît donc bien être le prolongement d'une fine ramification de *S. oldhamia*, semblable à celle que nous avons représentée fig. 41, pl. VI.

La paroi des sporanges (fig. 52 et 53, pl. VII) comprend

plusieurs assises de cellules. Extérieurement, elle est formée par un épiderme à grandes cellules carrées, à parois épaissies, beaucoup plus grandes que les cellules épidermiques des fines ramifications ; il faut remonter au moins jusqu'aux gros pétioles pour trouver des cellules épidermiques présentant des dimensions comparables en section transversale. La fig. 51, pl. VII, représente une fine ramification au même grossissement que les sporanges des fig. 52 et 53.

Intérieurement, l'épiderme est tapissé d'une couche épaisse de cellules à parois minces, formant plusieurs assises concentriques régulièrement empilées. Cette couche constitue un tissu nutritif (*n*, fig. 52 et 53) destiné à alimenter les spores pendant leur développement ; sur les sporanges jeunes, il occupe un espace beaucoup plus considérable ; il diminue de volume et s'écrase à mesure que les spores approchent de leur maturité. La paroi du sporange ne présente pas d'anneau, mais seulement un stomium, qui n'est pas exactement opposé au point d'attache, mais plutôt un peu excentrique ; au voisinage de ce point, les cellules épidermiques diminuent progressivement de taille, tandis que le tissu nutritif s'amincit et s'interrompt. Le stomium est formé par deux petites cellules plus étroites que leurs voisines *st.* (fig. 52). C'est du moins l'aspect présenté par une section à peu près méridienne du sporange, c'est-à-dire transversale du stomium ; en réalité il y a probablement là une courte ligne de déhiscence bordée par deux rangées de petites cellules. La fig. 53 représente un gros sporange où les deux lèvres du stomium se sont séparées et ont glissé l'une sur l'autre ; mais le sporange ne s'est pas ouvert et est encore rempli de ses spores ; dans la plupart des cas, le sporange baille largement et est presque vidé.

Les spores très nombreuses sont d'une seule sorte, elles sont tétraédriques, arrondies ; la paroi est fortement colorée et en général déchirée.

Dans une nouvelle note publiée en juillet 1906 (32), M. le Dr Scott annonce avoir trouvé des spores en germination dans certains sporanges. Chaque spore émet un tube germi-

nateur, un rhizoïde, qui comprend seulement deux ou trois cellules. L'auteur avait déjà décrit en 1904 un sporange contenant des spores en germination, mais de taille beaucoup plus grande que ceux de *S. oldhamia*, et qui appartient probablement à une nouvelle espèce de *Stauropteris* encore inconnue.

Comme M. le Dr Scott l'a remarqué, la position des sporanges de *S. oldhamia*, de même que la structure de la paroi, composée de plusieurs assises de cellules, rappelle ce que l'on connaît chez les Zygoptéridées. L'absence de l'anneau large et multicellulaire propre à cette famille et aux Botryoptéridées est toutefois un caractère distinctif très net; avec plus de raison, M. le Dr Scott a comparé les sporanges de *S. oldhamia* à ceux de *Diplolabis*, également dépourvus d'anneaux (*Studies*, 1908). M. le Dr Scott se demandait s'il ne fallait pas voir dans le sporange de *S. oldhamia* un sac pollinique; l'existence de spores en germination, comme aussi la structure anatomique de la fronde lui ont fait abandonner cette idée; mais la simplicité du sporange l'amène à considérer *S. oldhamia* comme un membre primitif de la famille des Zygoptéridées. Nous verrons au contraire que par la structure de sa fronde, *S. oldhamia* doit être regardé comme une Zygoptéridée très différenciée et très spécialisée.

RÉSUMÉ DE L'ÉTUDE

de la Fronde du STAUROPTERIS OLDHAMIA.

Considérée en elle-même en dehors de toute question de descendance ou d'affinité, la fronde de *Stauropteris oldhamia* nous apparaît avec les caractères suivants :

1. — Cette fronde se compose de rachis allongés et ramifiés un grand nombre de fois. Le mode de ramification demeure indéfiniment le même, quel que soit le numéro d'ordre du rachis considéré : chaque rachis d'ordre n porte quatre files de rachis latéraux d'ordre $n + 1$, émis par paires alternativement à droite et à gauche. Les deux rachis d'une même paire sont coalescents à leur base et accompagnés de deux *aphlebia*, c'est-à-dire de deux ramifications d'ordre $n + 2$ fixées dans leur angle d'insertion et qui sont elles-mêmes plusieurs fois divisées.

Les rachis latéraux se ramifient *parallèlement* au rachis support ; la fronde est bâtie sur le type catadrome. Les fines ramifications ne portent jamais de limbe foliaire ; elles se terminent par une extrémité libre ou par un sporange sphérique. La fronde étudiée est donc une fronde fertile.

2. — La masse libéro-ligneuse est un quadruple, c'est-à-dire un système de quatre massifs ligneux équivalents entre eux, unis en une seule masse ou séparés par du tissu libérien et commandés chacun par un pôle nettement intérieur ; le liber entoure le bois ; il forme deux maxima et deux massifs latéraux alternant avec les quatre massifs ligneux. Il existe deux plans de symétrie : un plan de symétrie principal passant par les deux maxima médians et un plan de symétrie

accessoire ou plan droite-gauche, perpendiculaire au premier. L'organe a ainsi l'apparence d'un axe.

3. — Chaque massif ligneux a une forme très particulière, que nous avons décrite pages 22 et 25. En arrière du pôle fondamental existe un renflement ligneux, surtout bien marqué lors de la formation du premier pôle de la sortie et que nous avons appelé *renflement récepteur rudimentaire*, parce qu'il semble ne jouer qu'un rôle effacé dans l'élaboration des pièces sortantes ; il rappelle les renflements récepteurs des Zygoptéridées.

4. — La sortie s'effectue sous la direction des deux pôles fondamentaux du même côté ; c'est sur eux ou dans leur voisinage, qu'apparaissent dans un ordre bien déterminé les pôles sortants. Chaque sortie prend naissance sur l'une des faces latérales du quadruple ; elle comprend deux demi-pièces sortantes, d'abord unies par une bande d'éléments ligneux, puis séparées. *Ces demi-pièces sortantes sont des quadruples analogues à la pièce mère ; elles s'édifient et s'orientent parallèlement à elle.* Elles se rendent dans deux rachis latéraux d'ordre $n + 1$ et donnent toujours naissance avant leur libération à deux masses libéro-ligneuses indéterminées, qui sont *des sorties hâtives d'ordre* $n + 2$, destinées aux *aphlebia*.

5. — Suivant le degré de réduction du quadruple de *Stauropteris oldhamia*, nous aurons des rachis à bois divisé en quatre massifs, à bois plein quadrangulaire, à bois triangulaire hexapolaire, à bois triangulaire tripolaire. Mais le mode de formation de la sortie demeure absolument constant et se retrouve sur tous les rachis, quels qu'ils soient, à l'exception des dernières ramifications qui n'ont plus comme beaucoup de réduites, qu'un cordon libéro-ligneux d'apparence indéterminée.

6. — Le bois est exclusivement du bois primaire ; il se compose de protoxylème : éléments trachéens spiralés, et de métaxylème : vaisseaux scalariformes. Le liber des maxima

médians présente presque régulièrement trois gros tubes criblés, entourés de tubes plus petits : leurs ornements sont les plages criblées habituelles aux Fougères.

La masse libéro-ligneuse est enveloppée par une gaine casparyenne, qui se continue par un tissu fondamental sclérifié à éléments de plus en plus petits à mesure qu'on s'éloigne du centre. Extérieurement on trouve un tissu chlorophyllien aérifère et un épiderme lisse, pourvu de rares stomates. Ces deux couches sont ordinairement plissées. Ces détails anatomiques confirment les observations de M. le Dr D. H. Scott.

7. — Les sporanges longuement pédicellés ont une paroi très différenciée, qui comprend une assise épidermique et plusieurs assises de cellules à parois minces (tissu nutritif). Il n'y a pas d'anneau ; mais seulement un stomium servant à la déhiscence. Les spores sont nombreuses, tétraédriques et toutes semblables entre elles (Résultats dus à M. le Dr Scott).

8. — A Burntisland (Écosse) existe une autre espèce de *Stauropteris*, le *S. burntislandica*, peu différente de *S. oldhamia*. Elle se distingue : 1° par l'absence de rachis à bois divisé en quatre massifs ; 2° par la forme un peu différente du quadruple ligneux, par la structure des régions polaires et par la lenteur de la ramification ; 3° par l'absence de tissu aérifère.

M. le Dr Scott signale aussi une espèce de *Stauropteris*, différente de *S. oldhamia* et qu'il ne connaît que d'après un sporange étudié par lui.

9. — La fronde de *S. oldhamia* n'est pas connue jusqu'ici à l'état d'empreinte. Le stipe est complètement inconnu.

DEUXIÈME PARTIE

Étude de la Fronde dans le genre ANKYROPTERIS

CHAPITRE I.

Généralités sur la fronde de l'ANKYROPTERIS BIBRACTENSIS, var. WESTPHALIENSIS

HISTORIQUE.

Le *Zygopteris bibractensis* a été découvert par B. Renault dans les silex permiens d'Autun et décrit par lui en 1869, en même temps que *Z. elliptica* et *Z. Lacattei* (24) ; il s'agit de pétioles de Zygoptéridées, dont on ne connait pas les stipes. Dans ces pétioles la trace foliaire offre la forme bien connue d'un H. Renault relève une particularité intéressante du *Z. bibractensis* : c'est que les bandes latérales de l'H sont divisées en deux lames, séparées par du tissu cellulaire : une *lame interne* épaisse, composée de gros vaisseaux scalariformes, et une *lame externe* mince composée de très petits éléments. Ces deux lames se rejoignent par leurs extrémités. Renault estime que la lame externe représente deux arcs sortants, non encore séparés l'un de l'autre (c'est-à-dire deux demi-pièces sortantes, non encore libérées).

En 1874, Williamson (41) décrit à son tour un pétiole, provenant des nodules calcaires des *Lower coal measures* des

environs d'Oldham ; il pense que ce pétiole est identique au *Z. bibractensis* de Renault. Le faisceau vasculaire central comprend une *barre horizontale*, aux extrémités de laquelle s'élèvent *deux arcs verticaux ;* chacun des arcs verticaux se décompose en une double série de vaisseaux : une *lame interne* et une *lame externe*. Les deux lames s'unissent à leurs extrémités pour former une boucle très aplatie (*boucle périphérique*), remplie par un tissu à parois minces ; c'est là d'après Williamson, le caractère essentiel de cette plante.

En 1889, Stenzel (37) crée une section *Ankyropteris* dans le genre *Zygopteris* de Corda. Les *Ankyropteris* se distinguent d'après lui : 1° par la forme de la trace foliaire, qui figure *une ancre double* plutôt qu'un joug, 2° par leur mode de ramification : le pétiole porte quatre files de ramifications au lieu de deux, comme cela a lieu chez *Z. primaria* Cotta.

M. le Professeur de Solms (35) a montré que cette distinction repose sur une erreur de Stenzel, puisque le *Z. primaria* possède quatre files de ramifications. Nous ajouterons que la section *Ankyropteris* de Stenzel était composée d'un mélange de frondes les unes avec deux, les autres avec quatre files de ramifications. Stenzel plaçait en effet dans cette section : les stipes de *Z. Brongniarti* B. R., de *Rachiopteris Grayi* Will. et de *Z. scandens* Stenz. et la fronde de *Z. bibractensis* B. R. : il y joignait les pétioles de *Z. tubicaulis* Gœpp., *Z. Lacattei* B. R., *Z. elliptica* Stenz. (= *Etapteris Scotti* P. B.). Nous montrerons que ces trois dernières espèces doivent être séparées des *Ankyropteris*, dont elles sont très éloignées ; elles constituent le genre *Etapteris*.

La section *Ankyropteris*, ainsi épurée, constitue un véritable genre. Quant au genre *Zygopteris*, il est toujours réduit à une seule espèce : le *Z. primaria* de Cotta.

En 1889, Williamson a décrit sous le nom de *Rachiopteris irregularis* ou *inæqualis* (45, fig. 28, pl. 8) un rachis secondaire de *Z. bibractensis*. Il ne semble pas, qu'il ait jamais connu la connexion existant entre ces deux sortes de pétioles.

M. le Dr Scott dans ses *Studies* (29) décrit brièvement la fronde du *Z. bibractensis* Will. Il dit que les rachis secondaires ne peuvent être alimentés qu'aux dépens des bandes latérales à petits éléments, qui doublent les bras verticaux de l'H. Malheureusement il ne précise pas le mode de ramification.

Il résulte de ce résumé historique : 1° que le mode de ramification de la fronde de *Z. bibractensis* était inconnu avant la publication de notre première note (5) ; 2° qu'on ne savait pas si le rachis primaire portait deux ou quatre files de rachis secondaires ; 3° que le rôle des différentes régions de la trace foliaire, en particulier des *antennes* (bras verticaux de l'H) était inconnu également.

L'identité du *Z. bibractensis* de Renault et du *Z. bibractensis* de Williamson n'a jamais été établie autrement que par la grande ressemblance de leurs traces foliaires. Actuellement nous ne pouvons guère distinguer ces deux espèces l'une de l'autre. Nous ne connaissons en effet le *Z. bibractensis*, type de Renault que d'après deux préparations dont l'une est figurée pl. IX de son travail (24). La conservation de ces spécimens est défectueuse et ne permet pas d'en faire une comparaison détaillée avec les exemplaires westphaliens. Ces derniers sont très nombreux ; car le *Z. bibractensis* de Williamson est assez fréquent dans les coal-balls des *lower coal measures*. C'est cette espèce, qui a fait l'objet de notre note à l'Académie du 10 juin 1907 (5) et que nous décrirons dans les pages suivantes. Pour bien la distinguer de l'espèce permienne, nous la désignerons sous le nom d'*Ankyropteris bibractensis*, variété *westphaliensis* ou simplement d'*A. westphaliensis*.

L'*A. bibractensis*, var. *westphaliensis* est surtout connu par ses rachis primaires, qui sont assez gros, quoique d'un volume bien inférieur à celui des rachis de *Z. Duplex*. Le centre de ces rachis est occupé par une masse libéro-ligneuse

unique. Le bois est différencié en plusieurs régions distinctes auxquelles nous avons donné des noms particuliers. Il comprend :

1° Une bande centrale ou *apolaire médiane*, *Apl.* (fig. 60 et 62, pl. IX), large et longue, composée de gros vaisseaux scalariformes ; c'est la *barre ligneuse horizontale* de Williamson. Elle est complètement dépourvue de trachées et présente une courbure assez forte, dont la convexité est tournée vers le stipe. Comme conséquence de cette courbure, l'organe ne possède qu'un seul plan de symétrie.

2° Deux arcs recourbés, qui s'élèvent aux extrémités de l'apolaire médiane et forment autour d'elle une ellipse presque complète, qui n'est interrompue qu'aux sommets du petit axe, sur la ligne médiane ; ce sont les *arcs ligneux verticaux* de Williamson, *les bandes latérales de l'H* de Renault. En réalité, il faut distinguer dans chaque arc : une branche supérieure ou *antenne antérieure*, *Ant. a* et une branche inférieure ou *antenne postérieure*, *Ant. p.* Ces antennes sveltes et élancées, surtout sur les gros pétioles, sont composées de gros vaisseaux scalariformes ; elles se renflent légèrement vers leur extrémité, ce qui leur donne l'aspect de massues à manche recourbé.

Les antennes antérieures sont plus grandes que les antennes postérieures (environ deux fois plus longues), ce qui souligne encore l'absence de plan de symétrie accessoire. Les sommets des deux antennes postérieures sont rejetés fortement en arrière et viennent presque se toucher sur l'axe de symétrie ; il en est de même des antennes antérieures. Le sommet de chaque antenne arrondi et recourbé en forme de crochet, constitue ce que nous avons appelé un *renflement récepteur*, R_a, R_p.

3° Deux lames ligneuses étroites (fig. 62 et 63, pl. IX) ou *filaments*, *Fi*, composées de très petits éléments scalariformes et qui réunissent les renflements récepteurs des deux antennes d'un même côté. Ce sont les *lames ligneuses externes* de

Renault. Elles forment ainsi deux boucles ligneuses fermées : *boucles périphériques* de Williamson, aplaties et recourbées, remplies par une mince couche de cellules à parois minces, qui sont toujours mal conservées et plus ou moins écrasées. Ce sont probablement des cellules libériennes, peut-être simplement des fibres primitives.

Le bois est pourvu de *quatre pôles fondamentaux* Δ (fig. 63, pl. IX), qui sont placés devant les renflements récepteurs à la jonction de l'antenne et du filament. On peut apercevoir les trachées ou au moins la situation qu'elles occuperaient sur notre fig. 63, pl. IX ; elles font légèrement saillie à l'intérieur de la boucle périphérique (Δ^p_g, Δ^p_d).

On peut se demander, s'il n'y a pas d'autres trachées tout le long de la face interne du filament ; il est difficile de répondre à cette question ; en coupe oblique ou longitudinale, nous n'avons jamais aperçu d'éléments spiralés au niveau du filament; nous ne croyons donc pas qu'il y ait là une bande continue de trachées ; tout au plus pourrait-on trouver le long du filament un petit nombre de centres trachéens (deux ou trois par exemple) ; mais nous en sommes d'autant moins certain, que nous n'avons pas pu repérer avec certitude la situation de ces points privilégiés, qui devraient, si tant est qu'ils existent, occuper une situation bien définie par rapport au niveau d'émission des pièces sortantes. L'existence de *pôles trachéens* accessoires le long du filament reste donc problématique jusqu'à nouvel ordre.

Le bois est enveloppé complètement par une couche de liber, qui suit exactement le contour des différentes lames ligneuses. Ce tissu est généralement détruit ou écrasé ; il n'est guère conservé que dans les espaces triangulaires compris entre les antennes et l'apolaire médiane. Dans ces sinus, le liber est constitué par de grosses cellules grillagées, bordées de cellules plus petites. Les grosses cellules sont alignées sur une seule file, mais pas aussi régulière que chez *Etapteris Scotti* ; elles chevauchent un peu les unes sur les autres.

Il y a donc deux maxima libériens médians. Il est probable, que le liber externe, qui bordait les filaments, était composé seulement de petites cellules comme cela a lieu chez *Ankyropteris corrugata* ou chez *Etapteris Scotti*.

Tissu fondamental et tissus superficiels. — La masse libéro-ligneuse est enveloppée par un tissu fondamental à grandes cellules, limité à sa face interne par un endoderme ; ce tissu fondamental (*tf'*, fig. 72, pl. X) pénètre à la suite du liber dans les espaces triangulaires, ménagés entre l'apolaire médiane et les antennes. Il est fréquemment contracté par le retrait et perforé par des racines, d'où un aspect de lacunes radiales (*tf'*, fig. 72). Les couches les plus externes de ce tissu, *tf''*, peut-être plus résistantes, sont mieux conservées.

Extérieurement, le tissu fondamental se continue par une gaîne mécanique sclérifiée, *g. s.* (fig. 60 et 61, pl. IX), à cellules de tailles progressivement décroissantes vers la périphérie cette gaîne rappelle le tissu fondamental sclérifié de *S. oldhamia* et les gaînes mécaniques que l'on observe chez les autres Zygoptéridées.

La surface du pétiole est formée par une couche de cellules à parois minces, laissant entre elles de petites lacunes et qui paraît jouer le rôle d'un tissu assimilateur (*t. a.*, fig. 61, pl. IX). Ce tissu est recouvert d'un épiderme ; mais on peut se demander si c'est bien l'épiderme, qu'on aperçoit sur la fig. 61.

Des expansions pluricellulaires formées aux dépens de la couche de cellules à parois minces et du tissu sclérifié, constituent des poils scarieux ou des épines (*pil.*, fig. 61) analogues à ceux qu'on trouve chez la plupart des espèces de la famille.

Orientation de la fronde. — L'orientation, que nous assignons à la fronde de l'*Ankyropteris westphaliensis*, nous est fournie par l'étude du *Rachiopteris Grayi* de Williamson.

R. Grayi est un stipe d'*Ankyropteris*. C'est peut-être le stipe d'*A. westphaliensis* lui-même. Malheureusement au voisinage du stipe, la fronde perd une partie de ses caractères ; l'apolaire médiane et les antennes ont tendance à se redresser et à devenir rectilignes, de sorte que l'opposition entre les deux faces de la trace foliaire n'est plus aussi nette. Néanmoins, nous avons pu nous assurer, dans un certain nombre de cas, que les antennes antérieures étaient plus fortes que les antennes postérieures ; quand l'apolaire médiane est courbée, sa convexité est tournée vers le stipe.

Nous avons fait la même observation sur les stipes d'*A. scandens* Stenz. (Voir fig. 58 et 63, pl. VII du travail de Stenzel, 37) et sur ceux d'*A. corrugata* Will. (Voir nos fig. 88 et 89, pl. XII).

Les diverses sortes de sections transversales que nous rapportons au rachis primaire d'A. bibractensis, var. westphaliensis. — La fig. 72, pl. X, représente un gros rachis d'*A. westphaliensis* ; ce rachis est coupé sans doute au voisinage de sa base. Nous y remarquerons que l'individualisation des différentes parties de la masse ligneuse est poussée très loin : l'apolaire médiane s'amincit à ses extrémités et n'entre en contact avec les antennes que par une région restreinte, réduite à deux ou trois vaisseaux scalariformes ; l'*antenne antérieure semble prolonger l'antenne postérieure.*

Sur des rachis d'un calibre plus faible ou coupés à une certaine hauteur, l'apolaire médiane conserve à peu près la même épaisseur sur toute son étendue ; *les deux antennes d'un même côté semblent séparées par la largeur de l'apolaire médiane*, à laquelle elles adhèrent largement. C'est le cas du rachis des fig. 60 et 62, pl. IX et aussi des deux autres rachis de la pl. X, fig. 68 et 69, 70 et 71. Sur ces trois rachis, la trace foliaire a un aspect plus trapu, moins svelte et moins élégant que sur le rachis de la fig. 72 et l'on serait peut-être tenté d'en faire une nouvelle espèce, si les variations individuelles, que l'on observe d'un

pétiole à l'autre, ne formaient une série ininterrompue de transitions.

La section représentée, fig. 64 et 65, pl. IX, provient, croyons-nous, de la région supérieure d'un rachis primaire. La trace foliaire subit une importante réduction de volume, mais sans rien perdre de ses caractères essentiels. Les antennes, *Ant. a, Ant. p,* n'ont plus le beau développement qu'elles avaient à la base du pétiole ; cependant les antennes antérieures demeurent nettement prépondérantes. A cet état le rachis primaire d'*A. westphaliensis* rappelle beaucoup certaines formes d'*A. corrugata*, dont on peut hésiter à le distinguer ; mais chez ce dernier la réduction des antennes postérieures, même sur les plus gros rachis, est toujours plus marquée que chez *A. westphaliensis*.

Enfin, la fig. 79, pl. XI, représente une section transversale d'un rachis primaire d'*A. westphaliensis*, quelque peu aberrante. Sur cette section la masse ligneuse offre un aspect moins différencié que sur les sections que nous avons décrites précédemment. L'apolaire médiane *Apl.*, semble prolongée exactement par les deux antennes postérieures avec leurs renflements récepteurs ; ceux-ci à leur tour semblent prolongés directement par les filaments, qui sont relativement épais. Les antennes antérieures demeurent bien distinctes de l'apolaire médiane, mais semblent terminer le filament. Les antennes et par suite les boucles périphériques n'acquièrent pas ici le même développement que sur les rachis des fig. 62 et 72, pl. IX et X. Des sections analogues à celles que nous venons de décrire se rencontrent assez fréquemment sur les préparations ; elles sont mélangées aux autres et tout fait supposer que ce sont de simples variantes du type normal.

Rachis secondaires d'A. westphaliensis. — Ils ont une structure très différente des rachis primaires, que nous préciserons après avoir étudié la manière dont leur masse libéro-ligneuse prend naissance sur la trace foliaire normale.

Les rachis secondaires d'*A. westphaliensis* ont été décrits par Williamson sous le nom de *Rachiopteris irregularis* (45).

Remarque. — Les matériaux, qui nous ont servi pour l'étude de la fronde d'*A. bibractensis*, var. *westphaliensis* proviennent tous des coal-balls des *Lower coal measures* du Lancashire. Cette espèce n'a pas été signalée jusqu'ici dans les coal-balls du bassin de la Ruhr. Par suite d'une confusion, nous avions annoncé à tort (5) que J. Félix l'avait trouvée dans les coal-balls de Langendreer.

CHAPITRE II.

Formation de la pièce sortante dans le rachis primaire d'A. BIBRACTENSIS, var. WESTPHALIENSIS.

Les ramifications du rachis primaire d'*A. bibractensis* et de sa variété *A. westphaliensis* sont séparées les unes des autres par de longs segments ; ceci rend très difficile l'étude du mode d'émission des pièces sortantes. Sur une section transversale d'*A. bibractensis*, on n'aperçoit en général aucune trace de sortie. Il n'y a rien qui indique si la première sortie se fera à droite ou à gauche ; il n'y a rien qui puisse faire prévoir le procédé compliqué, qui donne naissance à cette sortie. Ainsi s'explique que ni Williamson, ni Renault n'aient connu le mode de ramification du rachis primaire de ces *Ankyropteris*.

La fig. 68, pl. X, représente l'état le plus simple, que nous ayons réussi à nous procurer dans l'apparition d'une pièce sortante. C'est une section transversale d'*A. westphaliensis*, de taille moyenne. La masse ligneuse un peu affaissée, offre cependant la forme, que nous avons décrite au chapitre précédent. On remarque tout de suite la modification, qui affecte l'antenne antérieure gauche ; sur la base de celle-ci, à une petite distance de son point de jonction avec l'apolaire médiane, s'est développée une masse compacte de petits éléments scalariformes, plus petits même que ceux qui composent le filament (*in.*, fig. 69, pl. X). Cette masse a un contour ovale, elle s'allonge dans la boucle périphérique entre l'antenne et le filament ; elle est tout à fait dépourvue de trachées : c'est une apolaire. Le filament *Fi.*, contourne cette masse de bois pleine en faisant un léger crochet ; il en reste

séparé par le tissu à parois minces, qui remplissait la boucle périphérique et qui est en partie détruit.

Un état plus avancé nous est présenté par la fig. 70, pl. X. La sortie en préparation se trouve ici à droite. La masse de bois pleine, que nous avons observée sur le pétiole précédent, s'est creusée en son centre et a pris la forme d'un anneau aplati, toujours largement adhérent à l'antenne antérieure. Nous l'appellerons *anneau réparateur interne*. Dans cet anneau, nous devons distinguer (fig. 71, pl. X, et fig. 9 du texte), un arc ligneux externe A_n parallèle au filament et un arc ligneux interne P_{n+1} encore fixé à l'antenne sur toute sa longueur. L'antenne antérieure droite, qui prépare une sortie, est ici beaucoup plus longue que l'antenne antérieure gauche, tandis que les deux antennes postérieures sont égales. C'est là très probablement un accident individuel. qui ne se répète pas sur les autres exemples que nous avons étudiés.

Nous avons ensuite deux préparations successives, pratiquées dans un même pétiole d'*A. westphaliensis*. De ces deux préparations, l'une se trouve à Londres, et l'autre à Lille.

Il s'agit ici d'un pétiole coupé au voisinage de sa base, car ce sont les plus grosses sections d'*A. westphaliensis* que nous connaissions. La première préparation est classée sous le numéro 1916 A dans la collection Williamson au British Museum (South Kensington). Nous avons pu l'étudier grâce à la bienveillance de M. Smith Woodward, conservateur de Paléontologie, auquel nous adressons nos sincères remerciements. Sur cette section transversale, l'antenne antérieure droite nous offre un état de la sortie un peu plus avancé que celui que nous venons de voir. L'anneau réparateur interne a augmenté de volume, sa cavité intérieure aussi ; ses extrémités s'effilent en pointe et viennent toucher le filament ; celui-ci de son côté, forme en face de l'anneau une hernie de plus en plus forte et limitée par deux enfoncements ou plutôt par deux véritables points de rebroussement, qui sont en contact avec les extrémités effilées de l'anneau. Le

filament est ainsi divisé en trois parties (fig. 9 du texte) : un arc antérieur F_a, qui va du renflement récepteur antérieur au niveau d'émission de la pièce sortante, un arc postérieur F_p, qui va de même du renflement récepteur postérieur au niveau d'émission de la pièce sortante, et un arc P_n, compris entre les deux points de rebroussement, et qui est un arc sortant.

La deuxième préparation appartient à la collection de la Faculté des Sciences de Lille ; elle est très voisine de la pre-

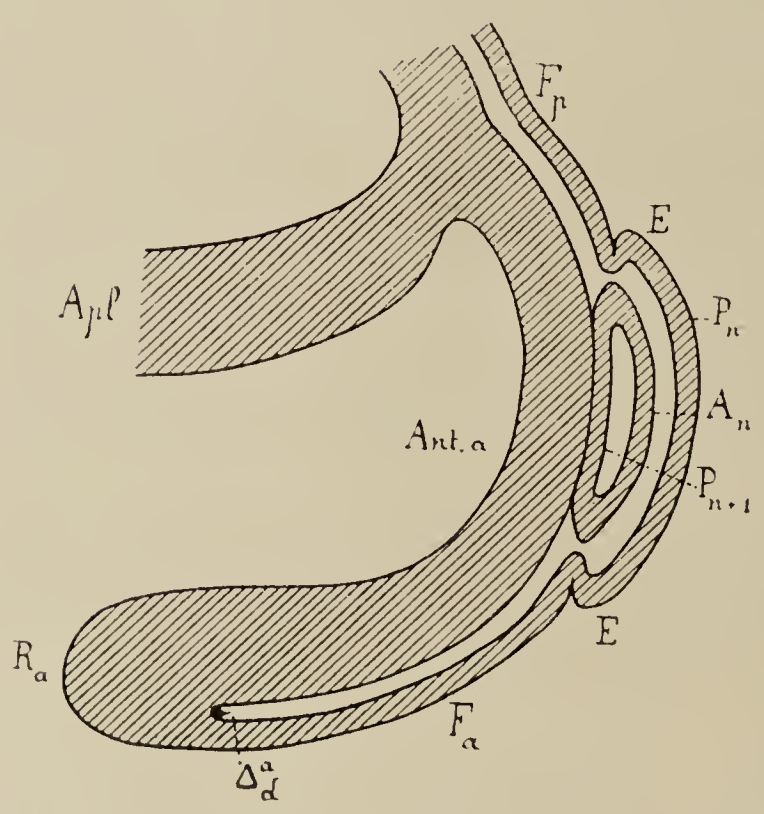


Fig. 9. — Émission d'une pièce sortante sur un rachis primaire d'*A. bibractensis*, var. *westphaliensis*. État intermédiaire montrant un anneau ligneux réparateur interne fixé sur la base de l'antenne antérieure droite.

Apl, apolaire médiane.

Ant. a, antenne antérieure.

R_a, renflement récepteur antérieur.

Δ^a_d, pôle antérieur droit.

Fa, F_p, filament.

P_n, arc postérieur : A_n, arc antérieur ; E, extrémités de l'anneau sortant définitif.

$P_n + 1$, arc postérieur destiné à la sortie $n + 1$, et qui réparera le filament après le départ de la sortie n.

mière ; elle vient également de M. J. Lomax. Elle est figurée fig. 72 et 73, pl. X. Les deux contacts entre l'anneau réparateur interne et le filament se sont élargis et ont abouti à la soudure des divers arcs ligneux. En chaque point de contact, nous avons quatre arcs ligneux, qui tendent à se raccorder de la façon suivante : l'arc A_n de l'anneau se place dans le prolongement des extrémités recourbées de l'arc P_n du filament ; l'arc P_{n+1} de l'anneau unit les deux arcs restants du filament : F_a et F_p.

Comme le montrent nos fig. 72 et 73, pl. X, la dislocation de ce système ne tardera pas à se produire. L'anneau réparateur interne se coupe en deux suivant son grand axe ; les fissures, qui se produisent à ses extrémités, intéressent en

même temps le filament. L'arc P_n du filament, uni à l'arc externe A_n de l'anneau réparateur, reconstitue une boucle ligneuse extérieure, qui sera l'*anneau sortant définitif*. L'arc interne P_{n+1} de l'anneau réparateur sert à *réparer* le filament, dont il devient partie intégrante.

Toutefois l'adhérence, qui existait entre l'arc P_{n+1} et l'antenne antérieure ne disparaît pas encore ; en face de la boucle sortante déjà libérée, on verra donc le filament qui semble se détourner de sa route pour venir se coller sur la base de l'antenne.

En définitive, la sortie se compose de deux portions distinctes (fig. 9 du texte) : une portion P_n, empruntée au filament, et une portion A_n, qui provient de l'antenne antérieure. Mais si nous réfléchissons, que les sorties successives se forment sûrement au même niveau, nous voyons que l'arc P_n du filament est en réalité un arc constamment sortant et constamment réparé par un arc P_{n+1} fourni par l'antenne. Il suit de là, que la sortie reçoit tout de l'antenne et rien ou presque rien du filament ; celui-ci jouerait le rôle d'un simple ornement. Cette conclusion est beaucoup trop absolue ; elle est contraire à ce que nous aurions attendu d'après la comparaison de la trace foliaire d'*A. bibractensis*, var. *westphaliensis*, avec les autres Zygoptéridées, comme *Z. duplex* ou *Z. Scotti*. Cette comparaison avait conduit Renault à supposer que le filament représentait deux demi-pièces sortantes accolées et unies encore aux renflements récepteurs : le filament aurait donc fourni la sortie à lui tout seul, et rien ne faisait prévoir l'intervention de l'antenne. En réalité, le rôle du filament consiste à fournir les extrémités E de la pièce sortante et à déterminer l'orientation définitive de cette pièce.

Le procédé compliqué, qui donne naissance à la sortie, réalise une opération tout à fait singulière, qui consiste à libérer la pièce sortante produite par la base de l'antenne en lui faisant traverser le filament sans en rompre un seul instant la continuité. Il faut pour cela que la sortie soit émise en deux temps :

1er *Temps* : L'arc P_n, uni momentanément à l'arc A_{n-1}, vient réparer le filament après la sortie $n - 1$.

2e *Temps* (qui se produit beaucoup plus tard) : L'arc A_n uni d'abord à l'arc P_{n+1}, s'en sépare pour former avec l'arc P_n l'anneau sortant définitif n. L'arc P_{n+1} répare à son tour le filament.

Il n'est peut-être pas inutile de faire remarquer, que nous avons en somme suivi ces phénomènes sur trois pétioles distincts. Les anastomoses d'arcs ligneux, que nous avons décrites, ne sont donc pas un processus accidentel, particulier à un pétiole aberrant ; c'est le procédé régulier et normal d'émission de la pièce sortante dans le rachis primaire d'*Ankyropteris westphaliensis*.

L'antenne antérieure intervient seule dans l'élaboration de la sortie. L'antenne postérieure reste inactive. Cela tient à ce que la fronde n'a qu'un seul plan de symétrie. Si le rachis primaire d'*A. westphaliensis* possédait comme celui des autres Zygoptéridées deux plans de symétrie rectangulaires, l'apolaire médiane serait horizontale, les quatre antennes seraient égales ; l'antenne antérieure et l'antenne postérieure d'un même côté interviendraient simultanément dans la production de la pièce sortante et celle-ci se couperait en deux demi-pièces. Le rachis primaire aurait quatre files de ramifications. On conçoit d'ailleurs, que l'intervention simultanée des deux antennes et du filament dans l'émission de la pièce sortante puisse amener des phénomènes encore plus compliqués, que ceux que nous avons observés chez *A. westphaliensis*.

CHAPITRE III.

Lecture de la pièce sortante. — L'orientation du rachis secondaire par rapport au rachis primaire dans la fronde d'A. BIBRACTENSIS, var. WESTPHALIENSIS.

Au moment où la pièce sortante se sépare de la pièce mère, elle a la forme d'un anneau allongé parallèlement à l'axe de symétrie du rachis primaire ; c'est *l'anneau sortant définitif*. Cet anneau est fortement courbé et tourne sa concavité vers la pièce mère, fig. 73, pl. X. Nous avons vu qu'il résulte de la soudure de deux arcs ligneux distincts, un arc postérieur P_n et un arc antérieur A_n ; nous ne savons pas si à cet état, la pièce sortante possède des éléments trachéens ; ils seraient situés aux deux extrémités de l'anneau et à sa face interne. En tout cas, c'est là que nous devons placer les pôles ligneux.

L'anneau sortant définitif ne ressemble pas du tout à la pièce mère ; tout ce que l'on peut dire, c'est qu'il possède déjà un plan de symétrie et que ce plan est perpendiculaire au plan de symétrie du rachis primaire (fig. 72, pl, X).

L'anneau sortant est composé de petits éléments scalariformes ; ceux de l'arc P_n sont nettement plus gros, que ceux de l'arc antérieur. A_n (fig. 73, pl. X). Cette différence s'accentue à mesure que l'anneau sortant s'éloigne de la pièce mère (fig. 74, pl. X, fig. 75 et 76, pl. XI). En même temps, la courbure du début tend à disparaître ; l'anneau se redresse. L'arc postérieur P_n, s'épaissit beaucoup en son centre, un peu moins à ses extrémités ; bientôt il nous apparaît composé de trois renflements : un renflement central gros et court et deux renflements latéraux recourbés en forme de crochets (fig. 76, pl. XI). L'arc antérieur A_n demeuré mince sert à réunir les extrémités des deux crochets ; en son milieu il se

déprime et vient adhérer au renflement central de l'arc P_n, avec lequel il se fond un peu plus haut (fig. 77, pl. XI). L'arc A_n est ainsi divisé en deux demi-arcs antérieurs. La fig. 77 représente une section transversale, qui fait immédiatement suite à celle qui a fourni les fig. 74, 75 et 76.

L'existence de pôles, peut-être même de pôles trachéens n'est plus douteuse ici ; il y a sur nos fig. 76 et 77, deux centres de différenciation ligneuse bien marqués : δ^p_g, δ^p_d : ils sont situés à la face interne des crochets à la jonction de l'arc postérieur et de l'arc antérieur, c'est-à-dire en deux points, qui correspondent aux extrémités de l'anneau sortant définitif (fig. 73, pl. X).

Enfin, nous noterons que de très bonne heure l'anneau sortant a émis deux sorties hâtives *h*, visibles sur les fig. 74 pl. X et 75, pl. XI et qui s'échappent l'une vers la face antérieure, l'autre vers la face postérieure du rachis primaire.

Si nous examinons maintenant un rachis secondaire détaché du rachis primaire, qui l'a produit (fig. 80, pl. XI et fig. 10 du texte, page 90), nous voyons que la masse ligneuse conserve un aspect très semblable à celui de notre fig. 77, pl. XI : elle présente en effet : 1° *un arc postérieur* P_n, dans lequel on peut distinguer trois régions : une région centrale renflée, courbée, à concavité tournée vers l'extérieur et deux régions latérales courbées en sens contraire en forme de crochets; 2° *deux demi-arcs antérieurs,* qui prolongent les deux crochets et viennent s'appuyer sur le renflement central de l'arc postérieur. La masse ligneuse possède deux pôles situés à la face interne des crochets. Le plan de symétrie du rachis secondaire est le prolongement de celui de l'anneau sortant définitif et ce plan, nous le constatons pour la seconde fois, est perpendiculaire à celui du rachis primaire. En outre notre première impression est que le rachis secondaire a une structure toute différente de celle du rachis primaire.

Ces faits très extraordinaires se rencontrent, comme nous l'avons déjà remarqué au sujet de la ramification de la fronde

de *S. oldhamia*, dans toute l'étendue de la famille des Zygoptéridées. Pour les apprécier, comme il convient, nous devons nous rappeler ce qui se passe dans les frondes et les feuilles des plantes actuelles. L'étude de nombreux pétioles, pour ne pas dire de tous les pétioles de Fougères, de Cycadées, de Phanérogames, nous apprend deux règles, absolument générales :

Première règle. Règle de l'édification parallèle. — Le plan de symétrie du rachis secondaire est toujours presque parallèle au plan de symétrie du rachis primaire ; nous savons qu'en réalité ces deux plans convergent sur l'axe de symétrie du stipe ou de la tige ; mais pratiquement, nous pouvons considérer ces deux plans comme parallèles et dire que *les rachis secondaires sont orientés parallèlement au rachis primaire, qui les porte.*

Deuxième règle. — La masse libéro-ligneuse du rachis secondaire est une réduite de la trace foliaire du rachis primaire, mais elle tend à s'édifier le plus semblablement possible à cette dernière. Autrement dit, il sera toujours possible de lire la masse libéro-ligneuse des rachis secondaires en partant de celle du rachis primaire.

Les mêmes règles s'étendent aux rachis d'ordre n et $n + 1$. Les exceptions à la première règle sont excessivement rares dans la nature actuelle : nous citerons le *Macrozamia Peroffskiana* : dans le pétiole de cette Cycadée, les bandes marginales de l'Ω sont rabattues parallèlement au plan de symétrie de la feuille, ce qui fait que les sorties sont orientées perpendiculairement au rachis primaire et non parallèlement. Le *Stangeria paradoxa* offre un phénomène analogue pour ses deux premières paires de folioles. Ces exceptions sont plus apparentes que réelles et ne sont pas comparables à celles que nous allons voir chez les Zygoptéridées. La deuxième règle ne souffre pas d'exception.

Si l'on essaie d'expliquer le mode de ramification de la fronde d'*A. bibractensis*, var. *westphaliensis* en se servant des

deux règles en question, on s'aperçoit bientôt qu'il est impossible de lire le rachis secondaire de la même façon que le rachis primaire, si on lui conserve son orientation naturelle. En étudiant le rachis secondaire, on constate que les sorties destinées aux rachis tertiaires, suivent un trajet parallèle à celui des deux sorties hâtives *h* de la fig. 74, pl. X (voir aussi fig. 75, pl. XI), ce qui n'était pas le cas chez *Stauropteris oldhamia* ; le rachis secondaire se ramifie donc perpendiculairement au rachis primaire ; nous savons déjà que son plan de symétrie est perpendiculaire à celui du rachis primaire. Nous sommes conduits ainsi à le faire tourner de 90° de manière à rendre son plan de symétrie apparent ou réel, parallèle à celui du rachis primaire. Cette manière d'opérer est contraire à tout ce que nous voyons ailleurs, et en effet les Zygoptéridées constituent les seules véritables exceptions à notre première règle ; nous verrons du reste que cela ne les empêche pas de satisfaire à la seconde.

Mais rien de tout ceci n'était évident à priori et c'est ce que nous tenons à souligner : l'application directe et sans modification des règles, qui président aux rapports d'un rachis et de ses ramifications chez les plantes actuelles, ne permet pas d'expliquer la fronde de l'*A. westphaliensis*, pas plus que celles des autres Zygoptéridées. Cela est si vrai, qu'il n'a jamais été rien publié de précis sur la structure de la pièce sortante dans cette famille, ni sur son orientation par rapport au rachis primaire : tous les auteurs sont restés dans des termes vagues sur ce sujet, ou n'ont fait que l'effleurer, comme s'ils ne soupçonnaient pas l'importance de cette question (1). Renault, il est vrai, a donné une figure très remarquable de *Dineuron pteroïdes*, sur laquelle il représente une pièce sortante ayant exactement la même structure que la pièce mère et orientée perpendiculairement à elle (27,

(1) Dans les meilleurs manuels de paléobotanique parus dans ces dernières années, le mode de ramification de la fronde des Zygoptéridées n'est indiqué que d'une façon très sommaire.

fig. 19, page 23). Renault semble donc avoir pressenti que chez les Zygoptéridées, la sortie était tournée de 90° par rapport au rachis support. Malheureusement sa figure est inexacte : chez *Dineuron pteroïdes*, en effet, la pièce sortante se divise en deux demi-pièces et chacune de ces dernières forme un petit arc à concavité tournée vers la pièce mère, petit arc qui *ne ressemble en rien à cette pièce mère*. D'autre part Renault, étonné de cette orientation singulière des rachis secondaires, arrivait à penser qu'il avait eu affaire non pas à une fronde, mais à une jeune tige, portant des frondes distiques (27, page 24).

Nous ajouterons, qu'il est matériellement impossible de lire convenablement les rachis secondaires des Zygoptéridées, appartenant aux genres : *Etapteris*, *Diplolabis*, *Dineuron*, *Clepsydropsis*, etc., si l'on ne sait pas déjà ce qui se passe chez l'*Ankyropteris westphaliensis* ; on peut émettre des hypothèses plus ou moins justifiées pour les expliquer ; on ne peut pas en faire de démonstration. L'*A. westphaliensis* seul peut nous donner une certitude, et nous avons dit pourquoi la rareté des sorties rend l'étude de la ramification très difficile. Renault, ni Williamson n'ont connu le mécanisme de ces sorties.

Pour lire la masse libéro-ligneuse du rachis secondaire d'*A. bibractensis*, var. *westphaliensis*, nous sommes obligés de modifier son orientation réelle. Nous lui faisons subir une rotation de 90°, de manière que l'arc ligneux P_n soit tourné vers la face postérieure du rachis primaire et les deux demi-arcs A_n vers la face antérieure. De la sorte, les deux rachis que nous devons comparer entre eux, ont leurs plans de symétrie parallèles et leurs sorties sont aussi disposées parallèlement. Malgré cela la masse libéro-ligneuse du rachis secondaire conserve un aspect très différent de celle du rachis primaire. Il paraît difficile de retrouver dans les fig. 77 et 80, pl. XI, les diverses régions distinguées sur la trace foliaire normale.

Pour mener à bien cette comparaison, il faut avoir soin de

prendre une section transversale pratiquée dans un rachis secondaire à un niveau où la masse libéro-ligneuse a déjà acquis tous ses caractères ; on reconnaîtra alors que le bois a grossièrement la forme d'un 8 couché (fig. 10 du texte), c'est-à-dire qu'il comprend *une barre ligneuse horizontale* et *deux boucles périphériques*, suivant les expressions employées par Williamson pour le rachis primaire.

Ceci n'est toutefois qu'une homologation superficielle, car nous savons, qu'il n'y a que deux pôles fondamentaux sur le

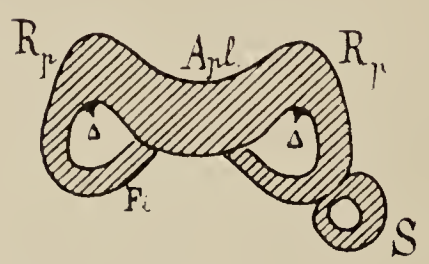


Fig. 10. — Masse ligneuse d'un rachis secondaire d'*Ankyropteris westphaliensis*.
Apl, apolaire médiane.
R_p, R_p, renflements récepteurs postérieurs.
Fi, filament.
S, anneau sortant.
Δ, pôles fondamentaux.

rachis secondaire au lieu de quatre. Si celui-ci est vraiment, comme tout nous le fait supposer, tourné de 90° par rapport au rachis primaire, il faut en rétablissant l'orientation normale pouvoir donner une identification précise de ses diverses parties, sous peine de n'avoir émis qu'une assertion hypothétique.

Voici cette identification (fig. 76 et 77, pl. XI) :

La région centrale renflée de l'arc postérieur P_n, composée de gros éléments scalariformes à concavité postérieure représente l'apolaire médiane *Apl.* du rachis primaire.

Les extrémités renflées en forme de crochets de l'arc P_n représentent par conséquent deux renflements récepteurs postérieurs terminant deux antennes postérieures très courtes ; devant ces renflements récepteurs nous trouvons les deux pôles fondamentaux δ_d^p et δ_g^p, homologues de Δ_d^p et Δ_g^p du pétiole primaire. Chaque renflement récepteur se prolonge par un demi-arc antérieur A_n qui ne peut être homologué qu'au filament *Fi*. Il y a un filament droit et un filament gauche, qui viennent s'appuyer par leurs extrémités libres sur l'apolaire médiane (fig. 10 du texte, fig. 77, pl. XI).

Nous retrouvons donc les différentes régions de la trace foliaire sauf les antennes antérieures et les pôles fondamentaux correspondants, qui n'existent pas ici ; pour expliquer leur absence, il faut admettre *que la face antérieure de la masse ligneuse du rachis secondaire a subi une réduction considérable.*

Examinons un rachis secondaire en voie de ramification (fig. 10 du texte, fig. 80, pl. XI). La sortie est constituée par une petite boucle ligneuse S, qui prend naissance aux dépens du filament; l'anse antérieure du filament forme une hernie, qui se détache de la pièce principale par un étranglement. Ainsi sur les rachis secondaires, la pièce sortante apparaît sous forme d'un anneau, comparable à l'anneau sortant définitif du rachis primaire, mais cet anneau est émis tout entier aux dépens du filament, lequel est en relation directe avec le renflement récepteur postérieur. Il n'y a plus d'antenne antérieure et partant plus d'anneau réparateur interne ; le mode d'émission de la sortie est très simplifié. Quant aux parties restantes de la trace foliaire, elles sont moins différenciées les unes par rapport aux autres que sur le rachis primaire ; elles se fondent pour ainsi dire en un seul arc ligneux ondulé à extrémités recourbées.

Une conséquence très curieuse de la réduction de la face antérieure du système libéro-ligneux sur les rachis secondaires d'*A. westphaliensis* est de donner à ce système l'aspect d'une chaîne à courbure directe. Cet aspect est encore mieux marqué sur les rachis secondaires de *Zygopteris duplex* et de *Diplolabis Römeri.*

On observe encore sur les rachis secondaires d'*A. westphaliensis,* que le plan de symétrie des pièces sortantes n'est plus aussi nettement perpendiculaire à celui de la pièce principale. La pièce sortante tend à se redresser et à se placer parallèlement à la pièce principale. Nous verrons plus loin, que les rachis secondaires des Zygoptéridées ont une tendance générale à suivre la règle de l'édification parallèle, énoncée ci-dessus pour les plantes actuelles.

Les rachis tertiaires d'*A. westphaliensis* sont peu connus. Il semble que la masse ligneuse se réduise à un anneau à arc postérieur épaissi.

Revenons maintenant un peu en arrière ; la lecture des rachis secondaires va nous servir à mieux comprendre le phénomène de la sortie sur le rachis primaire. La pièce sortante nous a semblé produite toute entière aux dépens de la base de l'antenne antérieure ; ceci n'est qu'une apparence. En réalité les extrémités E de l'anneau sortant définitif (fig. 9 du texte), c'est-à-dire les régions polaires, sont fournies par le filament et par conséquent leur origine première remonte aux renflements récepteurs antérieur et postérieur. Suivons par la pensée la petite masse ligneuse E, destinée à former l'une des extrémités de la pièce sortante ; elle *prend naissance sur le renflement récepteur*, cubulte de 90° en pivotant autour du pôle Δ, dont le rôle directeur est ainsi mis en évidence, puis se meut parallèlement à l'antenne : elle est précédée et suivie d'autres masses ligneuses semblables à elle, destinées aux sorties successives ; nous ne savons pas distinguer ces masses les unes des autres ; il n'en est pas moins vrai que le filament est constitué par des sorties ou des fractions de sorties accumulées à la file. Quand la masse ligneuse E que nous considérons, en glissant le long du filament, a atteint le niveau où se produit à intervalles réguliers un anneau réparateur interne, elle est entraînée sur un anneau sortant définitif, dont elle sert à unir les arcs A_n et P_n (fig. 9 du texte, page 82).

L'anneau sortant définitif comprend donc plusieurs parties ; une partie centrale composée d'un arc postérieur P_n et d'un arc antérieur A_n, est produite aux dépens de la base de l'antenne antérieure ; ces arcs ne subissent pas de rotation parce qu'ils naissent tout tournés de 90°. Ils sont réunis par deux parties recourbées en crochets E, issues l'une du renflement récepteur antérieur, l'autre du renflement postérieur ; ces parties naissent parallèlement à la pièce mère, mais subissent une rotation de 90°, à laquelle nous avons effecti-

vement assisté et ce sont elles qui déterminent l'orientation de la pièce sortante toute entière (fig. 73, pl. X).

Ces faits établissent toute l'importance qu'il faut attacher aux renflements récepteurs et aux pôles fondamentaux. Non seulement les pôles Δ sont les centres de différenciation ligneuse de la pièce principale ; *c'est encore à partir d'eux et autour d'eux qu'évoluent toutes les sorties.* Les renflements récepteurs engendrent les régions polaires E de la pièce sortante. Les deux arcs ligneux successifs A_n et P_n, issus directement de la base de l'antenne antérieure, malgré leur volume n'ont plus dès lors qu'une valeur secondaire. Ils renforcent la pièce sortante, mais ils ne jouent qu'un rôle accessoire dans son édification. La preuve en est que sur les rachis secondaires, ce renforcement de la sortie n'a pas lieu ; la sortie est alors produite toute entière par le renflement récepteur postérieur, elle nait presque parallèle à la pièce mère et tend ensuite à tourner de 90° comme sur le rachis primaire. Nous avons dit que ce mouvement de rotation n'atteignait pas son plein effet. Cela tient à la structure plus simple du rachis secondaire ; le filament n'est plus appliqué contre l'antenne postérieure comme sur les gros rachis, et la boucle sortante redressée se trouve plus ou moins parallèle à la pièce mère (fig. 10 du texte).

Chemin faisant, nous avons constaté que la fronde d'*A. westphaliensis* se conforme exactement à la deuxième règle énoncée page 87 : la masse libéro-ligneuse du rachis secondaire est une réduite de la trace foliaire du rachis primaire.., etc.

Si l'anneau sortant définitif nous apparaît comme très différent au premier abord de la trace foliaire, qui lui a donné naissance, il n'en est plus de même si nous le comparons à cette même trace foliaire, quand elle est encore au voisinage du stipe. La fig. 88, pl. XII, représente une trace foliaire d'*A. corrugata*, qui vient de se séparer de la masse libéro-ligneuse du stipe ; nous voyons que cette trace possède une masse libéro-ligneuse ovale, courbée, à concavité

postérieure, avec un pôle intérieur à chaque extrémité, T_g, T_d (1)

Or, dans la fronde d'*A. westphaliensis*, il arrive aussi que l'anneau sortant définitif, en se contractant, donne transitoirement une masse ligneuse bipolaire, courbée, à pôles intérieurs au bois δ^p_g, δ^p_d ; seulement la concavité est ici placée à la face antérieure de l'objet (fig. 11 du texte). Nous avons observé cette forme particulière de la pièce sortante sur un gros pétiole d'*A. westphaliensis* en voie de ramification. Ce pétiole fait partie de la Collection Williamson (préparation n° 1916) du British Museum où nous avons pu l'étudier grâce à la bienveillante autorisation de M. le Conservateur Smith Woodward.

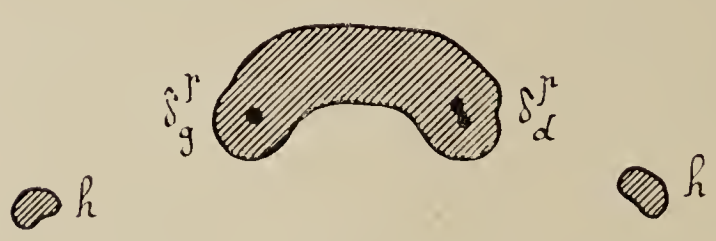


Fig. 11. — *A. westphaliensis*. État particulier de la pièce sortante, observé sur la préparation 1916 de la collection Williamson (British Museum). Cet état est comparable à celui de la trace foliaire d'*A. corrugata*, quittant la masse libéro-ligneuse du stipe (fig. 88, pl. XII).

δ^p_g, δ^p_d, pôles fondamentaux de la pièce sortante.

h, *h*, sorties hâtives.

Notre fig. 11 du texte est un schéma dessiné d'après le spécimen original. On remarquera les deux sorties hâtives, *h*, qui accompagnent la pièce sortante, comme sur nos fig. 74 et 75, pl. X et XI.

La masse libéro-ligneuse d'un rachis secondaire d'*A. westphaliensis* au voisinage de sa rentrée dans le rachis primaire est donc comparable à la trace foliaire au voisinage de sa rentrée dans le stipe.

Nous résumerons ici les chapitres II et III de notre étude.

1. — Le rachis primaire d'*Ankyropteris bibractensis*, var. *westphaliensis* possède deux files de ramifications. Les rachis secondaires sont tournés de 90° par rapport au rachis pri-

(1) Dans les stipes d'*A. Grayi* et d'*A. scandens*, nous trouvons des phénomènes analogues, mais compliqués par la présence d'un stipe axillaire.

maire, c'est-à-dire que le plan de symétrie d'un rachis secondaire passe par le rachis primaire et non pas par l'axe du stipe.

2. — L'émission de la pièce sortante a lieu en deux temps. La pièce sortante reçoit successivement deux arcs ligneux, issus de la base de l'antenne antérieure : l'arc postérieur P_n de la sortie n est émis en même temps que l'arc antérieur A_{n-1} de la sortie $n - 1$, avec lequel il forme un anneau réparateur interne ; l'arc P_n sert à réparer la brèche, faite dans le filament par le départ de la sortie $n - 1$. L'arc antérieur A_n de la sortie n est émis beaucoup plus tard, c'est-à-dire beaucoup plus haut, en même temps que l'arc postérieur de la sortie $n - 1$, avec lequel il forme un nouvel anneau réparateur interne. L'union des deux arcs A_n et P_n produit un anneau sortant définitif. Les extrémités E de cet anneau, c'est-à-dire ses régions polaires, sont fournies par le filament, et par conséquent leur origine première remonte aux renflements récepteurs. Ces régions E ont subi une rotation effective de 90°, alors que les arcs A_n et P_n sont nés tout tournés de 90°.

3. — La pièce sortante a d'abord la forme d'un anneau aplati, courbé, à concavité tournée vers la pièce mère, puis d'une masse ligneuse ovale à boucles périphériques ; quand les boucles sont pleines, on a une masse ligneuse bipolaire entourée de liber. Cet état est tout à fait comparable à celui de la trace foliaire, quand elle quitte le stipe.

4. — La masse libéro-ligneuse du rachis secondaire d'*A. bibractensis*, var. *westphaliensis*, est une réduite de la trace foliaire normale. Elle se lit exactement comme elle en remarquant : 1° qu'elle a tourné de 90° par rapport à la pièce principale, qui lui a donné naissance ; 2° que *sa face antérieure a subi une réduction très frappante et très caractéristique*. Cette masse libéro-ligneuse se compose en effet d'une apolaire médiane, de deux renflements récepteurs postérieurs, pourvus chacun d'un pôle fondamental, de deux filaments.

Les antennes postérieures sont très réduites. *Il n'y a pas d'antennes antérieures, ni de renflements récepteurs antérieurs.*

5. — Le mode d'émission de la sortie est naturellement plus simple sur les rachis secondaires : l'anse antérieure du filament donne naissance à un petit anneau sortant, qui tend à subir une rotation de 90°, comme cela se produit sur le rachis primaire. Toutefois il semble que l'anneau sortant se redresse et s'échappe presque parallèlement à la pièce principale.

6. — Dans la trace foliaire d'*A. westphaliensis,* les quatre pôles fondamentaux jouent un rôle capital dans l'émission et l'orientation de la sortie. Le filament représente des portions de sorties successives accumulées à la file. Les antennes postérieures n'interviennent pas dans la sortie. Mais les antennes antérieures jouent un rôle très actif. Chaque antenne avec son renflement récepteur représente donc une portion de la masse ligneuse différenciée comme *pièce réceptrice.* L'*apolaire médiane* sert à unir entre elles les quatre pièces réceptrices.

7. — Nous remarquerons comme pour *S. oldhamia,* qu'une harmonie et une symétrie parfaites concourent à donner au rachis secondaire une structure semblable à celle du rachis primaire. Les différentes régions de la pièce principale tendent à fournir les régions homologues de la pièce sortante.

8. — Il est probable que ces conclusions sont applicables dans leurs grandes lignes à l'*A. bibractensis* de Renault.

CHAPITRE IV.

Étude de la fronde de l'ANKYROPTERIS CORRUGATA

Historique.—L'*Ankyropteris corrugata* Will. se rencontre dans les coal-balls des *lower coal measures* d'Angleterre au même niveau que l'*A. bibractensis*, var. *westphaliensis*. La fronde de cette espèce fut décrite pour la première fois par Williamson (43) en 1879, sous le nom de *Rachiopteris insignis*. Williamson ne savait pas s'il avait affaire à une tige ou à un pétiole ; suivant son habitude, il rangea la nouvelle plante dans le groupe mal défini de ses Rachioptéridées. Cependant il remarque que le faisceau vasculaire central est très semblable à celui du genre *Zygopteris* et qu'il est pourvu de deux boucles ligneuses périphériques (*peripheral loops*) ; il estime que le *Rachiopteris insignis* rappelle beaucoup le *Z. elliptica* de Renault, ce qui est inexact. Il ne songe pas à le rapprocher d'*A. bibractensis*. Les vaisseaux ligneux sont obturés par des thylles et Williamson rappelle qu'il a observé un phénomène analogue sur la tige du *Rachiopteris corrugata*, qu'il a précédemment décrite (42). Nous savons aujourd'hui que *R. corrugata* est précisément le stipe de *R. insignis* (voir Scott, 33).

Les pétioles d'*A. corrugata* sont à peu près exactement cylindriques (fig. 83 et 85, pl. XII). Le centre est occupé par une masse libéro-ligneuse unique. Autour s'étend un tissu fondamental, *t. f.* (fig. 83 et 86), à grandes cellules, à parois minces. Ce tissu est très épais ; il est enveloppé par une gaîne mécanique sclérifiée, *g. s.*, dont les cellules vont en diminuant de taille de l'intérieur vers l'extérieur. Extérieurement on trouverait comme chez les autres Zygoptéridées un tissu

assimilateur et un épiderme, visibles partiellement sur nos fig. 83 et 85, pl. XII. La surface porte de nombreuses expansions, constituées par des cellules sclérifiées allongées. Ces émergences paraissent être des *épines*, plutôt que des écailles (*pil.*, fig. 83).

La masse ligneuse comprend une *barre horizontale* terminée par deux *boucles périphériques*, suivant les expressions de Williamson. Pour plus de précision, nous dirons que la lame ligneuse horizontale est une *apolaire médiane* épaisse (*Apl.*, fig. 84 et 86, pl. XII), à peu près rectangulaire ; elle est courbée, d'une façon à peine sensible sur nos figures. Sur d'autres exemplaires, on constate que sa concavité est tournée vers l'extérieur.

Aux extrémités de l'apolaire médiane s'élèvent *quatre antennes* très courtes, *Ant. a*, *Ant. p* (fig. 84) ; les deux antennes antérieures sont plus fortes. Chaque antenne se recourbe en crochet à son extrémité pour former un renflement récepteur, R_a, R_p, peu marqué et arrondi. Devant chaque renflement récepteur, il y a un pôle fondamental. Les deux renflements récepteurs d'un même côté sont unis par un filament grêle, *Fi*, composé de très petits éléments scalariformes.

Les boucles périphériques sont remplies par un tissu à parois minces (liber ou fibres primitives), bien visible sur nos fig. 84 et 86. Le liber tapisse en outre toute la périphérie de la masse ligneuse ; il forme deux maxima, l'un sur la face antérieure, M_a, l'autre sur la face postérieure de l'apolaire médiane. Les grosses cellules criblées sont écrasées vers l'extérieur (fig. 84 et 86).

Ce qui frappe dans la trace foliaire d'*A. corrugata*, c'est la réduction des antennes et des renflements récepteurs. Cette réduction est en rapport avec le faible volume de la pièce sortante. L'anneau sortant définitif est en général très petit. Il se forme au même niveau que dans la trace foliaire d'*A. westphaliensis*, c'est-à-dire en face de l'antenne antérieure au-dessus de son point d'insertion sur l'apolaire médiane.

Mais ici, la base de l'antenne ne collabore plus à l'émission de la sortie, qui est par suite très simplifiée.

Il n'y a pas d'anneau réparateur interne ; la sortie est produite toute entière aux dépens du filament. Celui-ci forme une hernie (S, fig. 84, pl. XII), qui se sépare par un étranglement, en donnant d'emblée l'anneau sortant définitif. Cet anneau est un peu allongé verticalement, ou tout à fait circulaire (S, fig. 85 et 86). Il est difficile de le suivre jusque dans le rachis secondaire ; il semble prendre une structure analogue à celle qu'on observe sur les rachis secondaires et tertiaires d'*A. westphaliensis*.

Les rachis secondaires sont probablement très écartés les uns des autres et il est rare de trouver des sections d'*A. corrugata* en voie de ramification. C'est pourquoi nous sommes très reconnaissant à M. le Professeur de Solms d'avoir bien voulu nous communiquer la préparation, qui a fourni les fig. 85 et 86, pl. XII ; nous le prions d'agréer tous nos remerciements.

Le procédé simplifié d'émission de la sortie, que nous rencontrons chez *A. corrugata*, confirme les interprétations que nous avons données de ce phénomène chez *A. westphaliensis*. Ce sont les renflements récepteurs et les pôles fondamentaux, qui jouent le rôle important dans cette émission ; la base de l'antenne antérieure n'a qu'un rôle accessoire, c'est de renforcer directement la pièce sortante, qui sans cela serait trop faible, c'est-à-dire de mettre directement le système ligneux du rachis secondaire en relation avec le gros réservoir d'eau constitué par l'antenne et l'apolaire médiane. Chez *A. corrugata*, au contraire, la pièce sortante étant très faible, l'antenne n'intervient pas directement dans la sortie.

Chez *A. corrugata*, les deux moitiés de la pièce sortante ont subi chacune une rotation de 90°. L'anneau sortant tout entier est donc tourné de 90°. Ainsi s'explique son orientation. Si nous traduisons ces faits en langage ordinaire, nous dirons que le système ligneux du rachis secondaire a, à sa base, la forme d'un cylindre résultant de la fusion de deux cordons

ou de deux lames ligneuses ; ces lames sont issues l'une du renflement récepteur antérieur, l'autre du renflement récepteur postérieur ; en quittant les renflements récepteurs, elles ont subi une *torsion* de 90°, de sorte que le plan de symétrie du rachis secondaire passe par le rachis primaire, au lieu de passer par l'axe du stipe.

En résumé, la trace foliaire d'*A. corrugata* nous offre une structure très semblable à celle de la trace foliaire d'*A. westphaliensis*. On peut y distinguer les mêmes régions ; nous y notons également l'absence de plan de symétrie accessoire. Mais le mode d'émission de la sortie a subi une réduction considérable, qui nous permettra de rapprocher le genre *Ankyropteris* des autres Zygoptéridées.

CHAPITRE V.

L'ANKYROPTERIS WILLIAMSONI.

Nous ne connaissons de ce petit pétiole, qu'un seul exemplaire, qui provient de Shore-Littleborough (Lancashire). Il a été trouvé dans un coal-ball en compagnie d'une fronde d'*Anachoropteris*. Deux préparations de la même série nous ont été envoyées par M. James Lomax de Bolton ; l'une d'elles montre le départ d'un rachis secondaire. Le pétiole en question est excessivement petit, il ne mesure pas plus de $1^{mm},5$ à 2^{mm} de diamètre en section transversale. Au premier abord, on serait peut-être tenté de le regarder soit comme un pétiole d'*A. corrugata*, soit comme la région supérieure d'un rachis primaire d'*A. westphaliensis*. Nous montrerons qu'il représente en réalité une nouvelle espèce, que nous dédions à la mémoire du grand paléobotaniste anglais Williamson.

La masse ligneuse nous offre les caractères suivants (fig. 66 et 67, pl. IX).

L'apolaire médiane est droite, non courbée, assez volumineuse ; elle s'évase à ses extrémités pour donner attache aux quatre antennes ; celles-ci sont extrêmement réduites et semblent fondues en grande partie avec l'apolaire médiane. Deux d'entre elles sont un peu plus fortes que les deux autres ; nous les appellerons antennes antérieures par comparaison avec *A. corrugata* et *A. westphaliensis*. Chaque antenne se termine par un renflement récepteur acuminé R_a, R_p, et pourvu apparemment d'un pôle fondamental Δ, placé devant lui. Enfin, il y a deux filaments, *Fi*, qui constituent avec les antennes deux boucles périphériques. Ces caractères sont suffisants pour permettre de placer d'emblée *A. Williamsoni* dans le genre *Ankyropteris*.

L'ensemble de la masse ligneuse rappelle assez exactement la forme d'une hache à deux tranchants (francisque) ; elle ressemble également à un *sablier* ou à une *clepsydre*. Cette dernière remarque est importante, car des formes de trace foliaire analogues se rencontrent d'après Stenzel chez les *Clepsydropsis* et les *Asterochlœna*, qui appartiennent à la famille des Zygoptéridées.

Le liber n'est pas conservé. Les tissus enveloppants offrent les mêmes caractères que chez *A. corrugata* et *A. westphaliensis* : un tissu fondamental à grandes cellules, continué par une gaîne mécanique sclérifiée, *g. s.*, à cellules de plus en plus petites, en allant de l'intérieur vers l'extérieur. Le tissu assimilateur et l'épiderme ne sont pas conservés.

Sur l'une de nos préparations, on observe à côté de la masse ligneuse principale une pièce sortante volumineuse (S, fig. 66, pl. IX), dont on ne trouve malheureusement plus trace sur l'autre préparation. Cette pièce sortante offre une ressemblance manifeste avec celle d'*A. westphaliensis ;* nous pourrions dire, qu'elle lui est identique (comparer les fig. 67, pl. IX et 77, pl. XI). Nous la décrirons donc en nous servant de notre vocabulaire habituel : elle comprend une *apolaire médiane* renflée, *Apl.*, *deux renflements récepteurs* R_p, en forme de crochets et *deux filaments*, *Fi*, épais et courts, qui viennent s'appuyer par leurs extrémités sur la face antérieure de l'apolaire médiane (fig. 67, pl. IX). Chaque filament est constitué par une double rangée de petits éléments scalariformes.

Ainsi la pièce sortante se lit comme la pièce mère, en remarquant : 1° qu'elle est tournée de 90°, 2° qu'elle a subi une réduction très forte de sa face antérieure. Il n'y a pas d'antennes, ni de renflements récepteurs antérieurs. Quant aux régions de la trace foliaire, qui sont conservées sur le rachis secondaire, elles sont elles-mêmes moins différenciées les unes par rapport aux autres. Les renflements récepteurs postérieurs prolongent l'apolaire médiane et les antennes postérieures sont absorbées en quelque sorte par ces trois régions.

La pièce sortante s'éloigne déjà dans le rachis secondaire dont le contour commence à se dessiner sur la section transversale (fig. 66, pl. IX). Il nous manque les états de la sortie correspondant aux stades d'anneau réparateur interne et d'anneau sortant définitif. Cependant, il est aisé de les reconstituer en nous aidant des fig. 77, 76, pl. XI et 73, pl. X, qui nous ont servi pour *A. westphaliensis*. Nous supposerons, que nous descendons le rachis primaire, de

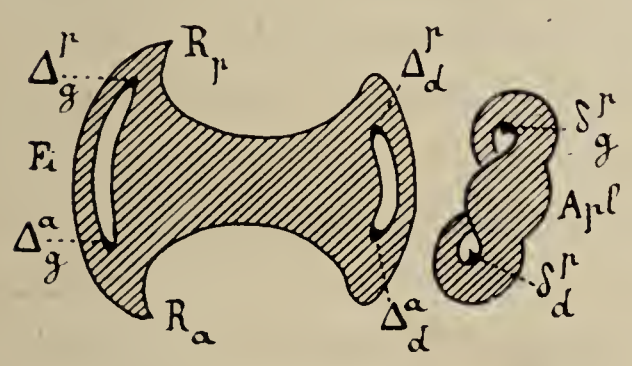


Fig. 12.—*Ankyropteris Williamsoni*, masse ligneuse accompagnée d'une pièce rentrante C'est la fig. 67, pl IX schématisée.

R_a, R_p, renflements récepteurs.

Δ, Δ, pôles fondamentaux de la pièce mère.

Fi, filament.

δ^p_g, δ^p_d, pôles fondamentaux de la pièce rentrante.

Apl., apolaire médiane.

manière à voir comment la pièce rentrante vient s'attacher sur la pièce mère (fig. 12 et 13 du texte).

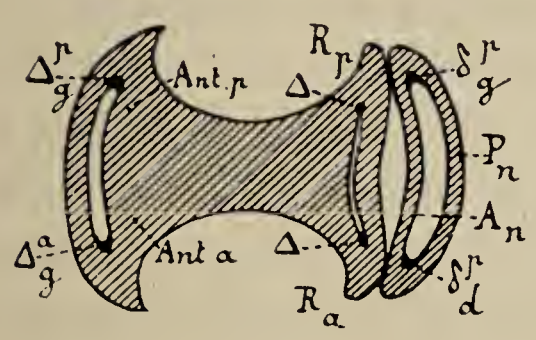


Fig. 13. — *Ankyropteris Williamsoni*, état plus avancé de la rentrée, tel qu'on peut le construire en partant de ce que l'on connait chez *A. westphaliensis*.

P_n, arc postérieur de l'anneau rentrant.

A_n, arc antérieur de l'anneau rentrant.

δ^p_g, δ^p_d, pôles fondamentaux de l'anneau rentrant.

Δ, Δ, pôles fondamentaux de la pièce principale.

La partie rentrante prendra d'abord la forme d'un anneau allongé, courbé, à concavité antérieure analogue à celui d'*A. westphaliensis* (fig. 73, pl. X). et comme sa longueur est au moins égale à la distance des deux renflements récepteurs de la pièce mère, les extrémités de l'anneau rentrant viendront s'attacher précisément sur ces deux renflements récepteurs. En même temps le filament se déprime et vient se coller sur l'extrémité de l'apolaire médiane et sur les antennes. La boucle périphérique disparaît donc et les deux pôles fondamentaux de la pièce mère deviennent intérieurs au bois ; ils s'éteignent un peu plus bas. Sur notre

fig. 67, pl. IX, la boucle périphérique droite est déjà très réduite et permet de prévoir tous les phénomènes que nous reconstituons ici.

Dans une deuxième phase qui correspond à nos fig. 71 et 69, pl. X, d'*A. westphaliensis*, l'arc antérieur A_n de l'anneau rentrant s'unit au filament pour donner un anneau réparateur interne, puis une masse de bois pleine à petits éléments scalariformes, qui s'efface peu à peu en descendant. Elle se fond dans l'apolaire médiane et les antennes. L'arc postérieur P_n de l'anneau rentrant reproduit le filament de la pièce mère. Les deux pôles δ de l'anneau rentrant remplacent les pôles Δ de la pièce mère.

Nos fig. 12 et 13 du texte achèveront de mieux faire comprendre ce mécanisme.

L'*Ankyropteris Williamsoni*, nous offre donc un cas particulier très intéressant de la trace foliaire ankyroptéridienne ; c'est celui où le filament au lieu de représenter une série d'arcs ligneux accumulés à la file et destinés à un grand nombre de sorties successives, ne représente que l'arc postérieur P_n, destiné à une seule sortie ; le filament sort en entier à chaque ramification et doit être réparé en entier. Il en résulte que la pièce sortante s'attache directement sur les renflements récepteurs comme cela se pratique chez toutes les autres Zygoptéridées (voir la troisième partie de notre travail).

Nous n'hésitons pas à admettre, que la sortie d'*A. Williamsoni* offre le même degré de complication que chez *A. westphaliensis* à cause du volume de la pièce sortante, qui ne saurait être comparée à celle d'*A. corrugata ;* cette dernière est très petite par rapport au volume de la pièce principale, c'est pourquoi son mode d'émission est très simplifié. Il n'en est certainement pas ainsi chez *A. Williamsoni*.

D'autre part, *A. Williamsoni* se distingue très nettement de la région supérieure du rachis primaire d'*A. westphaliensis*, comme cela résulte de la comparaison des fig. 67 et 65, pl. IX. Quoique très réduite la trace foliaire d'*A. west-*

phaliensis conserve ici ses caractères essentiels ; en particulier les boucles périphériques restent très développées par rapport au volume total de la masse ligneuse ; chez *A. Williamsoni*, nous avons observé au contraire que les boucles périphériques sont très réduites. Chez le premier les renflements récepteurs R sont arrondis, ils sont acuminés chez le second ; chez le premier les antennes sont bien détachées de l'apolaire médiane, chez le second elles sont fondues en partie avec l'apolaire médiane, etc.

En résumé, l'*Ankyropteris Williamsoni* nous paraît une espèce parfaitement définie, tant par la forme de sa trace foliaire que par le mode d'émission de la pièce sortante. Celle-ci s'attache sur toute la hauteur de la pièce mère d'un pôle à l'autre ; les régions polaires de la pièce sortante subissent une rotation effective de 90° ; mais toute la région centrale naît toute tournée de 90°. En outre, nous voyons que l'antenne postérieure collabore à la formation de la sortie au même titre que l'antenne antérieure.

D'ailleurs, la différence entre les deux faces de la trace foliaire est à peine sensible ; et l'on imaginerait sans aucune difficulté un type analogue, pourvu d'un plan de symétrie accessoire droite-gauche. Ces considérations nous aideront plus tard à relier le genre *Ankyropteris*, d'une part aux autres Zygoptéridées et d'autre part au genre *Stauropteris*.

CHAPITRE VI.

APERÇU SUR LES STIPES D'ANKYROPTERIS.

Nous n'avons pas l'intention de donner dans notre travail une description complète de tous les stipes de Zygoptéridées, qui ont d'ailleurs été déjà étudiés avant nous par Williamson, Renault, Stenzel. Néanmoins, il est utile que nous disions ici quelques mots des stipes d'*Ankyropteris*, pour aider à la compréhension de la troisième et de la quatrième partie de notre travail.

Les stipes d'*A. scandens* ont été décrits par Stenzel (37) en 1889 ; ils sont permiens et se rencontrent fréquemment au milieu des racines des gros *Psaronius* de Chemnitz. Ils sont probablement identiques au prétendu stipe d'*Anachoropteris Decaisnei*, des silex permiens d'Autun, décrit par Renault en 1869 (24 et 27). *A. scandens* pourrait être par conséquent le stipe de l'*A. bibractensis* de Renault.

Peu de temps avant Stenzel, Williamson (44) avait décrit des stipes de *Rachiopteris Grayi*, qui provenaient des *lower coal measures* d'Angleterre. Ces stipes à leur tour offrent les plus grandes ressemblances avec l'*A. scandens* de Stenzel. L'état de conservation des échantillons n'a pas permis jusqu'ici de les identifier, et nous devons attendre pour nous prononcer, qu'une étude plus approfondie en ait été faite (1). *R. Grayi* pourrait être le stipe de l'*A. bibractensis*, var. *westphaliensis*, qui en est contemporain. Là encore, il est bon de faire des réserves. Comme nous le savons, au voisinage

(1) D'après les préparations, que nous avons eues en main, nous inclinons à considérer *A. scandens*, comme différent d'*A. Grayi*.

du stipe, la trace foliaire perd une partie de ses caractères, et on peut se demander si l'on a bien affaire à la même espèce. Sur les traces foliaires, que l'on observe encore adhérentes aux stipes de *R. Grayi*, l'apolaire médiane est rectiligne, au lieu d'être courbée comme chez *A. westphaliensis*, les antennes sont très longues, mais peu arquées ; les renflements récepteurs ne sont pas très rapprochés de l'axe de symétrie comme sur nos fig. 70 et 72, pl. X. Nous ajouterons que certaines frondes d'*Ankyropteris*, non décrites, offrent des caractères analogues. Il est probable que le genre *Ankyropteris* a eu une extension beaucoup plus considérable que nous ne le soupçonnons, et dans le doute nous croyons devoir conserver des désignations différentes aux frondes et aux stipes.

Nous décrirons sommairement le stipe du *Rachiopteris Grayi* (fig. 78, pl. XI).

La masse ligneuse a la forme d'une étoile à cinq branches inégales ; le centre est occupé par un tissu à parois minces, liber ou plus probablement fibres primitives, mélangé d'éléments plus gros, qui seraient des trachéides rayées (*trachéides internes*) d'après M. le Dr Scott (29, p. 281). Ce tissu s'étend à l'intérieur des branches de l'étoile. Un liber externe tapisse tout le pourtour de la masse ligneuse.

Le stipe est bâti sur le type $\frac{2}{5}$. Les traces foliaires sortantes se forment aux sommets des cinq branches de l'étoile ligneuse; celle-ci est donc constituée en réalité par cinq grosses masses réparatrices, courbées, à convexité tournée vers le centre ; les cinq réparatrices sont dépourvues de trachées ; ce sont *cinq apolaires*. Les trachées apparaissent au sommet des branches de l'étoile, à la jonction de deux apolaires consécutives. Elles sont destinées aux sorties, et s'éteignent en descendant dans le stipe.

L'émission d'une pièce sortante nous fera mieux comprendre la structure du stipe. Nous y distinguons les phases suivantes (fig. 78, pl. XI) :

Stade 0. — Les deux réparatrices ligneuses qui vont

donner naissance à la pièce sortante, sont unies largement entre elles ; le bras ou le rayon de l'étoile intercalé entre elles, est court et indiqué seulement par une saillie arrondie (0, fig. 78).

Stade 1. — Le tissu interne s'insinue entre les deux réparatrices, qu'il tend à séparer en allant de l'intérieur vers l'extérieur. Au sommet du rayon médullaire ainsi formé, apparaissent les éléments de protoxylème, probablement des trachées, qui sont situées *à la face interne du bois en contact avec le tissu interne et séparés du liber externe par une mince couche de petits éléments scalariformes.*

Stade 2. — C'est la continuation du stade 1 ; mais le pôle ligneux devient intérieur au bois.

Stade 3. — Le pôle ligneux se divise en deux pôles, qui s'écartent l'un de l'autre ; le sommet de la branche de l'étoile ligneuse s'étale donc tangentiellement ; on dirait que la branche est tronquée à son extrémité ; à chacun des deux angles ainsi formés se place un pôle trachéen intérieur au bois.

Stade 4. — La branche de l'étoile s'allonge beaucoup dans le sens radial ; en arrière les deux réparatrices ligneuses rentrent en contact ; elles enferment à l'intérieur du bois une certaine quantité de tissu interne destinée à la masse sortante.

Stade 5. — La masse ligneuse sortante se détache. Elle a une forme ovale ; sa région antérieure, qui contient une petite quantité de tissu interne, forme un gros renflement ; sa face postérieure est plate et pourvue de deux pôles intérieurs au bois, situés exactement à ses extrémités (non visibles nettement sur notre fig. 78). La masse ligneuse est tapissée d'un liber externe avec gros tubes criblés. — Aussitôt après le départ de la masse sortante, la branche correspondante de l'étoile ligneuse a repris la structure qu'elle avait au stade 0.

Stade 6. — La masse ligneuse sortante se coupe en deux horizontalement. Toute la région antérieure enveloppant le tissu interne se détache ; elle est destinée à un *stipe axillaire,*

qui pourra, s'il se développe, acquérir une structure identique à celle du stipe principal. Toute la région postérieure de la masse ligneuse sortante avec les deux pôles trachéens est destinée à la fronde. Chacun des pôles s'est divisé en deux autres ; cette division est le point de départ de la formation de deux boucles périphériques, remplies de liber ou de fibres primitives. La trace foliaire revêt ainsi son aspect caractéristique ; les deux antennes antérieures sont plus fortes que les antennes postérieures.

Le stipe de *R. Grayi* donne encore naissance à des racines et à un grand nombre d'écailles, qui lui constituent un revêtement. La masse ligneuse destinée à une racine s'attache latéralement à l'extrémité d'une des branches de l'étoile ligneuse ; elle s'échappe obliquement comme cela a été figuré par M. le Dr Scott (29, fig. 98, p. 280).

Quant aux écailles, elles ont été regardées comme des frondes avortées ; elles reçoivent chacune une petite masse ligneuse, qui aurait la forme d'un arc à concavité tournée vers le stipe ; du moins c'est la description qu'en a donnée Renault (24, fig. 8, pl. XI), pour son stipe d'*Anachoropteris Decaisnei*, qui est en réalité un stipe d'*Ankyropteris scandens*. Les stipes d'*A. scandens* se montrent couverts des mêmes écailles que *R. Grayi*. Des formations analogues s'observent sur le stipe d'*A. Brongniarti* B. R. Nous avons pu nous assurer que les petits arcs ligneux destinés aux écailles, partent eux aussi latéralement et non radialement des sommets de l'étoile ligneuse du stipe. Ils sont en relation directe avec les pôles trachéens, destinés à la trace foliaire sortante. La structure de ces petits arcs, leur origine, nous rappellent les sorties hâtives, émises par la pièce sortante dans le rachis primaire d'*A. bibractensis*. Nous avons pu faire des observations particulièrement nettes à ce sujet sur les stipes d'*A. scandens* de Chemnitz et de Neu-Paka ; aussi nous n'hésitons pas à regarder les écailles qui couvrent les stipes d'*Ankyropteris*, non pas comme des frondes avortées, mais bien comme des ramifications hâtives, émises aux dépens des traces foliaires

sortantes, avant même leur individualisation complète. Le système libéro-ligneux de ces écailles se présente, en effet, si les figures de Renault (24, fig. 4 et 8, pl. XI) sont exactes, avec un facies de chaîne à courbure directe ; il est comparable au système libéro-ligneux des rachis tertiaires d'*A. westphaliensis :* le bois a la forme d'un anneau fermé, ou bien ouvert *à sa face antérieure.*

La présence de stipes axillaires est un caractère extrêmement remarquable des stipes d'*Ankyropteris*. Il a été d'abord signalé par Stenzel (37) en 1889. Depuis il a donné lieu à d'intéressantes considérations sur les affinités des Zygoptéridées. Ce caractère a suggéré à M. le Dr Scott et à M. L.-A. Boodle un rapprochement avec les Hyménophyllacées (12).

Nous décrirons de même très sommairement le *Rachiopteris corrugata,* qui est le stipe d'*A. insignis* Will.. Cette identification est aujourd'hui certaine. La préparation n° S. 4515 de la collection générale de plaques minces du British Museum (South Kensington) offre en effet un stipe de *R. corrugata* entouré de sept frondes d'*A. insignis ;* bien que les frondes soient détachées du stipe, leur connexion avec lui n'est pas douteuse, et se trouve confirmée par l'identité de leurs tissus : tissu fondamental, tissu sclérifié, liber tapissant les deux faces de l'apolaire médiane, thylles remplissant les vaisseaux scalariformes.

R. corrugata a été décrit en 1876 par Williamson (42).

La masse ligneuse du stipe de *R. corrugata* n'est pas étoilée comme celle de *R. Grayi* ; elle est arrondie ; elle forme un anneau tapissé de liber à l'extérieur et rempli à l'intérieur par un tissu à parois minces, liber ou plus probablement fibres primitives (*t. i.*, fig. 87, pl. XII).

Pour donner une trace foliaire l'anneau ligneux forme une saillie très volumineuse (φ, fig. 87) ; le tissu interne pénètre à l'intérieur de cette boucle sortante et se divise en deux cornes ; au sommet de ces deux cornes, on trouverait des

groupes de protoxylème, placés à la face interne du bois et se rapprochant de plus en plus de la périphérie.

La masse sortante semble donc constituée primitivement par un anneau ligneux, contenant une petite quantité de fibres primitives à son intérieur. Mais en se détachant de la masse ligneuse du stipe, cet anneau devient de plus en plus compact : Les deux groupes de protoxylème (pôles trachéens) placés à ses extrémités deviennent intérieurs au bois et le tissu interne se réduit beaucoup. La trace foliaire sortante prend alors l'aspect d'une masse ligneuse ovale, pourvue d'un pôle intérieur, T_g, T_d, à chacune de ses extrémités, tapissée de liber sur ses deux faces et ayant encore en son centre quelques fibres primitives qui achèvent de s'éteindre ; la trace sortante est plus ou moins courbée et sa convexité est tournée vers le stipe (fig. 88, pl. XII).

Il ne se détache pas de stipe axillaire de la face antérieure de la trace sortante.

Les deux pôles trachéens se divisent perpendiculairement au plan de symétrie de la trace et cette division entraîne comme chez *R. Grayi*, la formation de deux boucles périphériques (fig. 89, pl. XII).

L'émission de la trace foliaire sortante rappelle aussi bien chez *R. corrugata* que chez *R. Grayi*, l'émission de la pièce sortante sur les rachis primaires. En suivant de très près ce phénomène, on peut y distinguer deux stades essentiels :

1° Dans un premier stade, la masse ligneuse sortante forme un anneau allongé dans le sens tangentiel, pourvu d'éléments de protoxylème situés sur son bord interne (*stade annulaire*). Cet état n'est que transitoire. L'anneau peut être virtuel, c'est-à-dire remplacé par une masse de bois pleine à pôle central.

2° Dans un second stade, la masse ligneuse sortante prend une forme ovale ; elle est pleine, sauf peut-être une petite quantité de fibres primitives retenues à son intérieur. Elle est pourvue à ses extrémités de deux groupes de protoxylème

intérieurs au bois. Ces deux groupes représentent des boucles périphériques réduites pour ainsi dire à un point.

Les boucles périphériques se développent d'ailleurs peu après.

Ce stade se rencontre aussi dans les stipes d'*Asterochlæna* et probablement de toutes les Zygoptéridées, qui ont deux plans de symétrie rectangulaires dans leurs frondes. Nous pourrions appeler ce stade : *stade Clepsydroïde,* parce qu'il rappelle la trace foliaire du *Clepsydropsis antiqua* (fig. 88 et 89, pl. XII). Il est caractérisé par l'existence de boucles périphériques réduites.

Le stipe de *R. corrugata* donne également naissance à des racines et à de nombreux petits arcs ou anneaux ligneux, destinés à des écailles. Ces arcs ligneux sont très probablement en relation avec les centres d'émission des traces foliaires et pourraient aider à déterminer la situation de ces centres, qui correspondraient aux sommets des branches de l'étoile ligneuse de *R. Grayi.*

RÉSUMÉ DE L'ÉTUDE

de la Fronde dans le genre ANKYROPTERIS.

1. — La fronde de l'*Ankyropteris bibractensis*, var. *westphaliensis* (= *Zygopteris bibractensis* de Williamson), n'a qu'un plan de symétrie ; elle porte deux files de ramifications latérales ; chaque rachis secondaire est pourvue à sa base de deux *aphlebia*.

2. — La trace foliaire d'*A. bibractensis*, var. *westphaliensis*, comprend les régions suivantes :

A) Une lame ligneuse centrale, horizontale, dépourvue de trachées ; cette *apolaire médiane* est fortement courbée ; sa concavité est tournée vers la face postérieure du pétiole ;

B) Quatre *antennes*, c'est-à-dire quatre lames ligneuses épaisses s'élevant perpendiculairement aux extrémités de l'apolaire médiane, à laquelle elles adhèrent largement. Chaque antenne se recourbe en crochet à son sommet pour former un *renflement récepteur*. Les antennes sont très arquées de sorte que leurs renflements récepteurs viennent presque se toucher deux à deux sur l'axe de symétrie. Par suite de la courbure de l'apolaire médiane, les deux antennes antérieures sont beaucoup plus grandes que les deux antennes postérieures. Devant chaque renflement récepteur, il y a un pôle trachéen, soit en tout : *quatre pôles fondamentaux*, qui dirigent toutes les sorties et déterminent leur orientation.

C) Deux *filaments*. Un filament est une mince lame ligneuse, composée de très petits éléments scalariformes qui unit les deux renflements récepteurs d'un même côté de la trace foliaire, de manière à former une *boucle ligneuse périphérique*, remplie de liber. Un filament représente une série de petits

arcs ligneux, accumulés à la file et destinés à un grand nombre de sorties successives.

3. — Le plan de symétrie des rachis secondaires est perpendiculaire au plan de symétrie du rachis primaire, qui les porte. La masse libéro-ligneuse des rachis secondaires offre, par rapport à celle du rachis primaire, une *réduction considérable de sa face antérieure,* qui a pour conséquence la suppression des deux antennes et des deux renflements récepteurs antérieurs. Elle revêt l'aspect d'une chaîne à courbure directe et apparaît ainsi assez différente de la trace foliaire normale. La masse ligneuse d'un rachis secondaire comprend en définitive : une apolaire médiane légèrement courbée, deux antennes postérieures très réduites, deux renflements récepteurs postérieurs, et deux filaments, qui s'appuient par leur extrémité libre sur l'apolaire médiane.

4. — La ramification du rachis primaire est un phénomène très compliqué. La masse ligneuse destinée au rachis secondaire a la forme d'un anneau aplati : *anneau sortant définitif,* qui comprend un arc postérieur P_n, et un arc antérieur A_n, unis par leurs extrémités E. Cet anneau sort en deux temps :

1er temps : la base de l'antenne antérieure forme un *anneau réparateur interne* sans trachées, comprenant un arc externe A_{n-1} destiné à la sortie $n - 1$ et un arc interne P_n, qui sert à *réparer* le filament après la sortie $n - 1$.

2e temps : la base de l'antenne antérieure forme de la même manière un second anneau réparateur interne, comprenant un arc externe A_n et un arc interne P_{n+1}. L'arc A_n s'unit à l'arc P_n en empruntant deux petits segments E au filament et constitue ainsi l'anneau sortant définitif destiné au rachis secondaire n.

L'antenne postérieure ne collabore jamais à la sortie chez *A. bibractensis*, var. *westphaliensis*. Les extrémités E de l'anneau sortant proviennent en réalité des renflements récepteurs ; elles ont glissé le long du filament en subissant une rotation effective de 90° ; ce sont les régions polaires de

la pièce sortante ; ce sont elles qui déterminent son orientation. Au contraire les régions centrales A_n et P_n sont nées toutes tournées de 90°.

Plus haut l'anneau sortant se transforme en une masse ligneuse ovale, terminée par deux boucles périphériques réduites. Celle-ci émet bientôt deux cordons hâtifs destinés à deux *aphlebia*.

5. — Sur les rachis secondaires, l'anneau sortant tout entier est produit aux dépens du filament, c'est-à-dire en définitive du renflement récepteur postérieur.

6. — La trace foliaire d'*A. corrugata* Williamson sp., offre les caractères suivants : apolaire médiane large, rectangulaire, peu courbée ; antennes réduites, filaments grêles, l'*anneau sortant très grêle est produit uniquement aux dépens du filament*. Le mode d'émission de la sortie est donc très simplifié par rapport à ce que nous avons vu chez *A. bibractensis*, var. *westphaliensis*.

7. — La trace foliaire d'*A. Williamsoni* présente les caractères suivants : apolaire médiane large, s'évasant à ses extrémités ; antennes fondues en grande partie avec l'apolaire médiane, et terminées par de petits renflements récepteurs acuminés ; le *filament ne représente que l'arc postérieur P_n destiné à une seule sortie*. A chaque sortie, le filament sort donc en entier en entraînant les deux pôles fondamentaux et l'arc antérieur A_n, fourni conjointement par les deux antennes ; celles-ci répareront aussi le filament.

L'*A. Williamsoni* est intéressant en tant qu'*Ankyropteris*, parce qu'il nous montre que les deux antennes peuvent collaborer à la sortie et que celle-ci peut s'attacher directement sur les renflements récepteurs ; il est intéressant aussi comme Zygoptéridée, parce qu'il nous montre comment les pôles trachéens peuvent devenir intérieurs au bois.

8. — La trace foliaire des *Ankyropteris* en rentrant dans le stipe prend l'aspect d'une masse ligneuse ovale, pourvue

d'un groupe de protoxylème intérieur à chacune de ses extrémités et tapissée de liber sur ses deux faces (*facies clepsydroïde*) ; chaque groupe de protoxylème résulte de la fusion de deux des cordons trachéens de la trace foliaire et de la réduction de la boucle périphérique correspondante.

En s'attachant sur la masse ligneuse du stipe, la masse rentrante pourra encore revêtir la forme d'un anneau allongé tangentiellement et qui rappelle l'anneau sortant définitif des rachis primaires (*stade annulaire*).

TROISIÈME PARTIE

Anatomie comparée de la Fronde chez les ZYGOPTÉRIDÉES

et Classification générale de cette famille.

OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES.

C'est M. le Dr D.-H. Scott qui a, pour la première fois, proposé d'une façon sérieuse de rapprocher le *Stauropteris oldhamia* des Zygoptéridées. Dans une note parue en 1905 (31), il annonçait la découverte des sporanges de cette espèce et montrait qu'ils pouvaient être comparés aux sporanges de *Zygopteris*, décrits par B. Renault (25) en 1875, principalement à cause de leur position terminale.

Nous pouvons dire qu'avant la publication de cette note, la position systématique de *S. oldhamia* demeurait absolument indécise. A titre de document, nous croyons devoir citer un passage des observations de Williamson sur le *Rachiopteris duplex* (41) : « I know of no recent fern in which the secondary branches of the petiole are thus given off in pairs, which pairs are distichously arranged on the primary axis, and each of which secondary petioles sustain ternary ones arranged distichously. Not only will a similar case come before us on a later page of this Memoir in Corda's genus *Zygopteris, but the structure of the Rachiopteris oldhamia just described, suggests the possibility that a somewhat similar arrangement may have existed in its case* ». Ce passage est important, parce qu'il nous apprend : 1° que Williamson

avait constaté l'existence de quatre files de pièces latérales sur le rachis primaire de *R. duplex*, 2° qu'il avait fait la même constatation sur le rachis primaire de *R. Lacatti* (= *Etapteris Scotti*, P. Bertrand ; c'est le *Zygopteris* qui est décrit « on a later page of this Memoir »), 3° que Williamson pensait que *S. oldhamia* pouvait avoir aussi quatre files de pièces latérales, bien qu'il n'en eut aperçu que deux.

Il n'y a pas là toutefois l'idée nette d'un rapprochement entre *S. oldhamia* et *R. duplex*. D'ailleurs quelques pages plus haut, Williamson hésitait encore et se demandait s'il devait ranger *S. oldhamia* parmi les Lycopodiacées ou parmi les Fougères ; il a eu le grand mérite de se décider franchement pour la seconde alternative ; mais là s'est borné son effort, il n'a pas pu aller plus loin ; la phrase que nous rapportons ci-dessus, n'est donc qu'une opinion, émise en passant par l'auteur, et qui peut se résumer ainsi : A l'époque houillère, beaucoup de plantes possédaient une organisation bizarre ; certains organes avaient quatre files de pièces latérales et il y a lieu de se demander si l'on a affaire à des tiges ou a des pétioles ; il se pourrait que le *Stauropteris*, qui vivait à cette époque et qui présente une structure déconcertante, soit un de ces organes énigmatiques.

Stenzel ne mentionne pas le *Stauropteris oldhamia* dans son travail sur les *Tubicaulis* (37).

Nous citerons encore un passage du *Lehrbuch der Pflanzenpalæontologie* de M. le Professeur Potonié (23), qui contient des allusions également très vagues, à la position probable du *Stauropteris*. Au sujet du *Knorripteris Mariana*, qui aurait, dit-il, une trace foliaire en X, comparable à celles d'*Asplenium adiantum nigrum* et de *Scolopendrium vulgare*, il s'exprime ainsi : « Einen daran erinnernden (4 theiligen) Bau zeigt übrigens schon die Rhachiopteride, *Rachiopteris oldhamia*, Will., aus dem productiven Carbon, und als Uebergangsbildung zu dem Verhalten von *Zygopteris*, die von Renault bekannt gemachten, *Diplolabis* genannten Culm Reste ».

A la rigueur, on pourrait conclure de cette phrase, que l'auteur regardait les *Diplolabis* comme intermédiaires entre les *Zygopteris* et le *Stauropteris oldhamia* ; *Stauropteris* et *Diplolabis* offriraient dans leurs frondes la première indication de la trace foliaire en X des *Asplenium ;* cette dernière assertion est inexacte, comme nous le montrerons plus loin. Toutes ces considérations ne reposent donc sur aucune base solide.

Le *Zygopteris bibractensis*, au contraire, a été classé d'emblée par Renault parmi les Zygoptéridées (24). Williamson s'est rallié à cette opinion, tout en classant le *Z. bibractensis*, comme les autres Zygoptéridées, dans le groupe mal défini des Rachioptéridées. Stenzel a créé avec raison pour *Z. bibractensis* et pour son *Z. scandens* la section ou le sous-genre *Ankyropteris* ; malheureusement au lieu de se servir de la présence de boucles périphériques, signalées par Renault, Williamson et lui-même pour définir cette section, il se basa sur la forme d'ancre double de la masse ligneuse, et fit ainsi rentrer dans les Ankyropteris : le *Z. Scotti* P. B., le *Z. elliptica* et le *Z. Lacattei* de Renault, le *Z. Tubicaulis* de Gœppert, qui constituent en réalité un autre genre.

Dans la première et la seconde partie de notre travail, nous avons étudié successivement l'anatomie de la fronde chez les *Stauropteris* et chez les *Ankyropteris*. Nous nous sommes préoccupé avant tout de rassembler une série de faits précis susceptibles de fournir une base solide pour d'autres recherches ; nous avons essayé en particulier de mettre en évidence les caractères les plus intimes de la fronde, c'est-à-dire son mode de ramification et le rôle joué par les différentes régions de la trace foliaire dans l'émission des pièces sortantes.

Le moment est venu de nous servir des résultats acquis : 1° pour déterminer la situation des *Ankyropteris* par rapport aux autres Zygoptéridées connues ; 2° pour rechercher si l'anatomie de la fronde du *Stauropteris oldhamia* autorise bien à le ranger dans la même famille ou si au contraire il faut l'en séparer complètement.

La réponse à ces deux questions suppose une connaissance étendue de toutes les Zygoptéridées. Malheureusement, nous sommes réduits sur ce point aux figures d'Unger, Gœppert, Renault, Williamson, Stenzel : figures très intéressantes, pour qui sait les lire, mais parfois insuffisamment détaillées ou inexactes. Quant aux descriptions de ces auteurs, elles sont pour la plupart très imparfaites. Les caractères, qu'ils assignaient à chaque type étaient en général absolument accessoires et sans grande valeur pour la détermination générique ou spécifique; ils se bornent à noter la forme de la trace foliaire, qui tantôt ressemble à un I couché ou à un H, tantôt à un X, tantôt à une croix de St-Pierre ou de St-André, tantôt à une ancre double. Les caractères si particuliers de ces frondes leur ont presque complètement échappé ; ils n'ont pas vu ce qu'il y avait de commun entre elles. C'est à peine si l'existence de deux plans de symétrie rectangulaires et de quatre files de pièces latérales est mentionnée (1). L'existence de pièces réceptrices différenciées n'est pas même soupçonnée. Il n'est jamais question de la rotation de 90° subie par les pièces sortantes et personne n'essaie d'expliquer la structure des rachis secondaires en partant des rachis primaires.

Nous risquerions donc très fort de n'être pas compris, si, avant de traiter les deux questions que nous avons posées, nous ne donnions une description précise, quoique sommaire, des types de frondes les plus caractéristiques de la famille des Zygoptéridées. Les considérations qui vont suivre sont d'ailleurs entièrement nouvelles et originales. Nous décrirons successivement les traces foliaires :

du *Metaclepsydropsis duplex*, du *Clepsydropsis antiqua* et de l'*Asterochlæna laxa*,

du *Diplolabis Römeri* et du *Zygopteris primaria*,

de l'*Etapteris Scotti*.

---

(1) Pour certaines Zygoptéridées, on a cru longtemps, que les deux demi-pièces sortantes étaient destinées au même rachis secondaire, qui aurait eu deux faisceaux.

CHAPITRE I.

La trace foliaire dans les genres METACLEPSYDROPSIS, CLEPSYDROPSIS et ASTEROCHLŒNA.

Le *Metaclepsydropsis duplex* a été découvert dans les nodules de Burntisland et décrit en 1874 par Williamson (41), qui l'a rangé dans ses Rachioptéridées. En dehors de Burntisland, cette espèce semble avoir été rencontrée par B. Renault dans les rognons silicifiés du Roannais. B. Renault n'en a pas donné de figure, mais il décrit assez exactement la fronde sous le nom de *Clepsydropsis* (27, p. 35). *M. duplex* n'a pas été rencontré jusqu'ici dans les coal-balls du Westphalien. Stenzel (37) a fait remarquer avec raison, que le *Rachiopteris duplex* avait une trace en clepsydre, très semblable à celle du *Clepsydropsis antiqua* d'Unger ; c'est pourquoi il a cru pouvoir le classer dans la section *Clepsydropsis* du genre *Asterochlœna* Corda. Nous avons nous-même constaté que *R. duplex* s'éloigne déjà sensiblement des véritables *Clepsydropsis ;* il est plus différencié et se rapproche beaucoup des *Diplolabis,* auxquels nous avions songé à le réunir. Mais une étude plus approfondie nous a montré qu'il était préférable de créer un genre spécial pour lui. Quant aux *Clepsydropsis* et aux *Asterochlœna,* ils constituent également, comme nous le verrons, deux genres distincts.

La fronde du *Metaclepsydropsis duplex* (fig. 7, pl. II), telle que nous la connaissons par les lames minces, comprend un rachis primaire assez gros, pourvu de quatre files de rachis secondaires ; ceux-ci ne portent que deux files de rachis tertiaires, qui, à leur tour, portent deux files de rachis quaternaires, etc. Nous ne savons pas exactement jusqu'où va le degré de division de la fronde.

La structure générale de ces rachis est très semblable à celle de toutes les autres Zygoptéridées. Nous avons au centre une masse libéro-ligneuse unique, enveloppée par un tissu fondamental à grandes cellules arrondies. La protection et la rigidité de l'organe sont assurées par une gaîne mécanique à cellules de plus en plus petites en allant de l'intérieur vers l'extérieur ; enfin, extérieurement, nous trouvons un tissu assimilateur et un épiderme avec des émergences cellulaires : poils scarieux ou épines.

La masse libéro-ligneuse des rachis primaires, offre un aspect très différent de celle des rachis d'ordre supérieur. C'est elle qui va nous fournir les caractères distinctifs du genre. Le bois a la forme d'une clepsydre ou d'un sablier, ou encore d'un 8 couché (fig. 14 du texte, fig. 90 et 91, pl. XIII) ; il est étranglé en son milieu et s'évase à ses extrémités pour former quatre renflements récepteurs R_a, R_p, destinés à l'émission des sorties. La région centrale, *Apl.*, correspond à ce que nous appellerons *apolaire médiane* chez les autres Zygoptéridées. Les deux renflements récepteurs d'un même côté sont unis largement entre eux par leur base ; ils sont unis aux deux autres par l'intermédiaire de l'apolaire médiane, qui est relativement courte. La différenciation des parties n'est pas poussée aussi loin que chez les autres Zygoptéridées. Il n'y a pas encore d'antennes. Sur certains exemplaires la masse ligneuse est profondément incisée et peut même se partager en deux, de sorte que toute la région centrale disparaît au profit des régions réceptrices ; l'apolaire médiane est en quelque sorte absorbée par les renflements récepteurs.

Le liber enveloppe complètement le bois ; il forme deux maxima médians, sur les deux faces de l'apolaire médiane.

L'organe a deux plans de symétrie ; un plan de symétrie principal, qui passe par les deux maxima libériens médians et par le centre du stipe, et un plan de symétrie accessoire perpendiculaire au premier. L'orientation, que nous donnons ici au pétiole de *M. duplex*, a été adoptée par tous les auteurs.

Il est bon cependant de remarquer, qu'elle est justifiée par la parenté des *Metaclepsydropsis* avec les *Clepsydropsis* et par la parenté de ces derniers avec les *Asterochlœna*. On connaît de très beaux stipes d'*Asterochlœna laxa* et d'*A. ramosa*, entourés de leurs frondes ; on connaît de même une masse de frondes de *Clepsydropsis kirgisica*, rangées en demi-cercle autour d'un stipe, qui malheureusement manque sur l'échantillon. L'orientation de toutes ces frondes confirme celle qui a été adoptée pour la fronde de *M. duplex* : *les sorties sont donc latérales* et *non pas antérieures et postérieures*, comme cela se produirait, paraît-il, sur les empreintes de *Cephalotheca* étudiées par M. Nathorst (22).

Les deux extrémités de la masse ligneuse ne sont pas exactement au même état. Cela tient aux sorties en préparation, qui existent sur les faces latérales. Habituellement nous observerons, à droite par exemple, une boucle ligneuse fermée et remplie de liber : *boucle ligneuse périphérique* (1) ; cette boucle est allongée verticalement ; elle est formée par une bande de petits éléments scalariformes, qui unit l'un à l'autre les deux renflements récepteurs. A gauche, au contraire (pl. XIII, fig. 90 et 91), il n'y a pas de boucle périphérique ; les deux renflements récepteurs sont séparés l'un de l'autre par une petite cavité (sinus) à l'intérieur de laquelle il faut chercher les trachées : celles-ci forment deux groupes distincts, ou pôles fondamentaux Δ, un devant chaque renflement récepteur. Le sinus polaire est ouvert latéralement ; l'ouverture est limitée au début par deux promontoires acuminés, qui représentent la première ébauche des demi-pièces sortantes. C'est le *stade* 1 de la sortie (fig. 14 du texte).

Au stade 2, les deux demi-pièces sortantes viennent se souder sur l'axe de symétrie droite-gauche ; elles ferment le sinus polaire et donnent naissance à une boucle ligneuse

(1) Le tissu, qui remplit la boucle périphérique peut être considéré comme du liber puisqu'il est périodiquement en relation avec le liber normal.

périphérique, qui s'élargit progressivement dans le sens vertical (fig. 90 et 91, pl. XIII, fig. 14 du texte). En même temps les deux pôles trachéens Δ^p_d, Δ^a_d, s'éloignent de plus en plus l'un de l'autre en se rapprochant des sommets des renflements récepteurs ; le contour interne de la boucle est un triangle isocèle, dont la grande base est constituée par la pièce sortante. C'est l'état, que nous offre le côté droit de la trace foliaire sur la fig. 14 du texte.

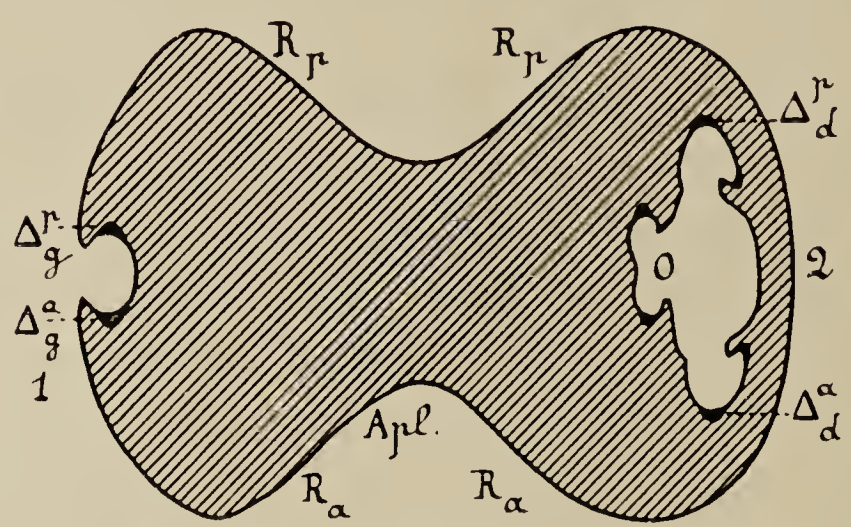


Fig. 14. — *Metaclepsydropsis duplex*, masse ligneuse d'un rachis primaire.

Apl., apolaire médiane.
R_p, R_a, renflements récepteurs.
Δ, Δ, pôles fondamentaux.
0, 1, 2, états successifs de la pièce sortante.

Au stade 3, la pièce sortante se sépare de la pièce mère par une fissure, qui s'étend sur toute la hauteur entre les sommets des deux renflements récepteurs ; elle a la forme d'un arc allongé à concavité tournée vers la pièce mère (fig. 90, pl. XIII). Bien avant la libération de la pièce sortante, il se refait au niveau de l'axe de symétrie droite-gauche un petit sinus, ou mieux deux petits sinus symétriques, qui fusionnent ensemble et qui seront le point de départ de la sortie suivante (0, fig. 10 du texte).

Pour terminer, les deux moitié de la pièce sortante (S^p_g, S^a_g, fig. 91, pl. XIII), se séparent l'une de l'autre et se rendent chacune dans un rachis secondaire. Elles ne se divisent pas en trois comme le croyait Renault (27, p. 35), mais chacune

émet sur son côté libre une sortie hâtive, dont la structure est analogue à celle des ramifications tertiaires.

Nos fig. 90 et 91, pl. XIII, représentent deux coupes successives et assez rapprochées dans un même pétiole de *M. duplex*. La fig. 91 représente la coupe supérieure ; malheureusement la boucle périphérique droite a été brisée accidentellement à ce niveau. La fig. 14 du texte représente un état plus avancé de la trace foliaire, qui se superposerait exactement à la fig. 91 ; ce schéma a été dessiné d'après une préparation, qui nous a été obligeamment communiquée par M. C. de Candolle ; nous le prions d'agréer ici tous nos remerciements.

Les numéros 0, 1, 2, 3, inscrits sur ces trois figures permettent de retrouver aisément les stades principaux que nous avons distingués dans l'émission de la sortie.

Chacune des demi-pièces sortantes d'abord grêle et allongée, se contracte, puis se renfle en son milieu ; fait très remarquable, elle prend l'aspect d'une chaîne à courbure directe, c'est-à-dire d'un arc à concavité tournée vers la pièce mère. La région postérieure très épaisse, présente une petite saillie à sa face antérieure (R_a, fig. 92, pl. XIII) ; de part et d'autre de cette saillie on trouve deux pôles ; les deux extrémités de l'arc ligneux sont recourbées à angle droit sur la région postérieure et se terminent par des crochets ; à la face interne de chaque crochet, il y a encore un pôle (1). C'est de ces extrémités recourbées en crochets, que se détachent de petits arcs sortants ou anneaux, presque fermés en avant et destinés aux rachis tertiaires (S_g, S_d, fig. 92). Les rachis secondaires se ramifient donc perpendiculairement au rachis primaire ; et les rachis tertiaires à leur tour sont orientés sensiblement à angle droit sur le rachis secondaire qui les porte.

Nous avons vu que chez l'*Ankyropteris westphaliensis* la pièce sortante est tournée de 90° par rapport à la pièce mère

(1) Les trachées tapissent peut-être toute la concavité de l'arc sortant comme paraît l'indiquer notre figure.

et que sa face antérieure a subi une réduction ou une contraction très forte, ce qui lui donne un aspect tout différent de celui de la trace foliaire normale. Il en est de même chez le *Metaclepsydropsis duplex* et ceci va nous permettre de lire tout de suite correctement les rachis secondaires de cette espèce : toute la région postérieure épaissie de l'arc ligneux représente une apolaire médiane, *Apl.*, et deux renflements récepteurs postérieurs, R_p, R_p, fondus tous les trois ensemble (fig. 92, pl. XIII) ; les pôles, situés à la face interne des crochets, qui constituent les extrémités de l'arc ligneux sont les pôles fondamentaux postérieurs Δ_d^p, Δ_g^p ; quant aux pièces réceptrices antérieures, elles sont rudimentaires et représentées seulement par la petite saillie R_a, qui occupe le fond de la concavité de l'arc ligneux.

Il est donc possible de lire la masse libéro-ligneuse des rachis secondaires de *M. duplex*, exactement comme nous avons lu celle des rachis primaires. Il suffit de remarquer que les organes récepteurs antérieurs subissent une atrophie presque complète ; ce phénomène s'accompagne d'une contraction de la face antérieure, qui imprime à l'ensemble une courbure directe et ramène très en avant les renflements récepteurs postérieurs. Enfin, comme cela s'observe pour toutes les *réduites*, les diverses parties de la trace foliaire sont moins différenciées sur les rachis d'ordre supérieur que sur les rachis primaires : l'apolaire médiane se fond dans les renflements récepteurs postérieurs.

Sur les rachis tertiaires, il n'y a plus trace des renflements récepteurs antérieurs.

La démonstration de ces faits, il faut le remarquer soigneusement, repose toute entière sur les phénomènes que nous avons d'abord constatés chez l'*Ankyropteris westphaliensis*. C'est en effet par analogie avec cette espèce, que nous avons réussi à lire convenablement les rachis secondaires et tertiaires des *Metaclepsydropsis* et des *Diplolabis*. Cette structure était demeurée incomprise. Renault, par exemple, décrit avec exactitude les rachis secondaires de *D. esnostensis;* il remarque

que leur structure est très différente de celle des rachis primaires, il s'étonne de ce fait, mais il ne tente pas de ramener ces deux structures à un même type. Les autres auteurs ont de même glissé sur cette question. Williamson s'est demandé s'il fallait considérer le rachis primaire de *M. duplex*, comme un stipe, dont les rachis secondaires auraient été les frondes. Il n'a pas osé se décider.

Le *Clepsydropsis antiqua* Unger, a été découvert dans la Grauwacke du Thüringer Wald, où il serait très abondant. La trace foliaire du *C. antiqua* s'offre à nous avec une structure plus simple, plus primitive que celle des *Metaclepsydropsis*. Elle possède encore deux plans de symétrie rectangulaires (fig. 15 du texte, fig. 94, pl. XIII). La masse ligneuse

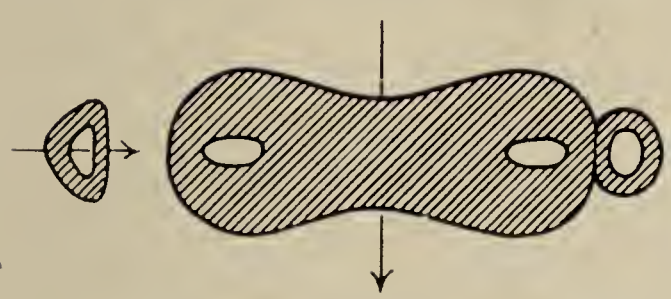


Fig. 15. — *Clepsydropsis antiqua*, masse ligneuse d'un rachis primaire, accompagnée de deux anneaux sortants. (Dessin fait d'après les préparations de la collection Unger à la Bergakademie de Berlin).

N.B. — Le plan de symétrie de l'anneau sortant est perpendiculaire au plan de symétrie principal du rachis primaire.

est ovale, légèrement amincie en son milieu, renflée à ses extrémités, qui constituent *deux boucles périphériques* épaisses ; la distinction subsiste donc entre le centre de la masse ligneuse, qui est inactif et les extrémités, qui assument la fonction réparatrice. Le contour interne de chaque boucle périphérique est une ellipse, allongée suivant l'axe de symétrie droite-gauche ; les éléments de protoxylème au lieu de former deux groupes distincts : deux pôles symétriquement placés, comme chez *M. duplex*, sont disséminés sur tout le pourtour de l'ellipse (fig. 95, pl. XIII) ; ce fait paraît confirmé par l'arrangement des vaisseaux ligneux, qui forment des files rayonnantes, dirigées normalement à l'ellipse, avec éléments de plus en plus petits en allant de l'extérieur vers l'intérieur. C'est là un caractère d'une grande importance, qui dénote une modification dans les procédés de différen-

ciation ligneuse chez ce type ancien. A lui seul, il justifierait la séparation de *M. duplex* et de *C. antiqua* dans deux genres différents.

On peut distinguer encore dans la trace foliaire de *C. antiqua* une *apolaire médiane* et quatre *renflements récepteurs*.

Le mode de ramification de cette trace foliaire est très curieux et très simple. La boucle périphérique s'allonge latéralement (fig. 15, texte), puis s'étrangle de manière à détacher sur le côté un anneau ligneux épais à contour presque circulaire ; c'est la pièce sortante. Malgré nos observations répétées sur *C. antiqua* et sur *C. kirgisica*, nous n'avons jamais vu celle-ci se couper en deux demi-pièces, comme cela semble pourtant indiqué sur les figures de Stenzel (voir 37, fig. 38, b et fig. 41, pl. IV). En s'éloignant, l'anneau sortant se déprime un peu ; son arc antérieur, c'est-à-dire celui qui est le plus voisin de la pièce mère, s'amincit et tend à s'aplatir, l'arc postérieur au contraire s'épaissit.

La pièce sortante se ramifie perpendiculairement à la pièce mère en donnant deux séries d'anneaux plus petits, qui prennent naissance dans les deux coins de l'anneau initial (fig. 16 du texte). Ces rachis secondaires de *C. antiqua* n'ont

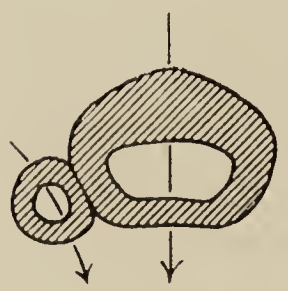


Fig. 16. — *Clepsydropsis antiqua*, masse ligneuse d'un rachis secondaire, accompagnée d'un anneau sortant destiné à un rachis tertiaire. (Dessin fait d'après les préparations de la collection Unger à la Bergakademie de Berlin).

N.B. — Le plan de symétrie de l'anneau sortant est sensiblement parallèle à celui de l'anneau principal.

jamais été décrits, ni même mentionnés par aucun auteur. Ils s'expliquent comme ceux de *M. duplex* : par une atrophie et une contraction de la face antérieure de la masse libéro-ligneuse, qui aboutissent à la suppression de deux renflements récepteurs sur quatre et à la fusion des deux boucles périphériques en un seul anneau (1)

(1) Les figures 15 et 16 du texte, 94 et 95, pl. XIII, ont été exécutées d'après les préparations de la Bergakademie de Berlin. Nous adressons ici tous nos remerciements à M. le Professeur Potonié, qui a bien voulu nous les communiquer.

Nous résumerons les différences que nous avons relevées entre *C. antiqua* et *M. duplex* dans le tableau suivant :

CLEPSYDROPSIS.	METACLEPSYDROPSIS.
Renflements récepteurs peu saillants.	*R. r.* très forts.
Masse ligneuse légèrement amincie en son milieu.	*M. l.* étranglée en son milieu.
Boucles périphériques permanentes.	*B. p.* temporaires, ne se formant qu'au moment de l'émission des sorties.
Trachées disséminées sur deux ellipses intérieures au bois.	*Tr.* localisées en quatre groupes ou pôles fondamentaux, pôles extérieurs au bois.
Pièce sortante émise sous forme d'un anneau fermé, presque circulaire.	*P. s.* émise sous forme d'un arc à concavité tournée vers la pièce mère.

Il est facile de passer de la trace foliaire des *Clepsydropsis* à celle des *Asterochlæna*. Ces derniers proviennent des tufs permiens de Chemnitz. Ce sont des stipes environnés de leurs frondes. On en connaît deux espèces : l'*A. ramosa*, qui a été décrit pour la première fois par Cotta (15) sous le nom de *Tubicaulis ramosus* et l'*A. laxa*, décrit par Stenzel en 1899. Stenzel avait cru pouvoir réunir au genre *Asterochlæna* le *Tubicaulis dubius* Cotta et les *Clepsydropsis* et *Metaclepsydropsis*. (37).

Le bois de la trace foliaire des *Asterochlæna* (C, fig. 17, texte) comprend une apolaire médiane, *Apl.*, allongée, courbée, à concavité tournée vers le stipe, et deux boucles périphériques ; celles-ci regardent la face postérieure du rachis ; elles sont toujours fermées comme chez *Clepsydropsis;* les renflements récepteurs antérieurs se placent sensiblement dans le prolongement de l'apolaire médiane ; ils sont plus forts que les renflements postérieurs, qui sont à peine saillants.

Les boucles polaires émettent deux séries d'anneaux

fermés (S, fig. 17, B du texte; fig. 81, pl. XI), *qui s'échappent vers la face postérieure de la fronde.* Ce phénomène est peut-être unique dans tout le règne végétal : les ramifications des frondes s'insèrent en effet de préférence au voisinage de la face supérieure du rachis primaire et non au voisinage de la face inférieure. Il en résulte que la fronde des *Asterochlœna* devait avoir un port très singulier.

La trace foliaire des *Asterochlœna* diffère essentiellement de celle des *Clepsydropsis* par la perte du plan de symétrie accessoire ; l'apolaire médiane est aussi mieux marquée ; mais le mode d'émission de la sortie demeure sensiblement le même ; la structure des régions polaires paraît être aussi demeurée la même. Les deux genres en question sont en somme plus voisins l'un de l'autre que *Clepsydropsis* et *Metaclepsydropsis*.

Les stipes d'*Asterochlœna* ont une masse ligneuse étoilée. Les branches ou rayons de l'étoile sont nombreux et ramifiés irrégulièrement. Le centre de l'étoile et l'intérieur des rayons

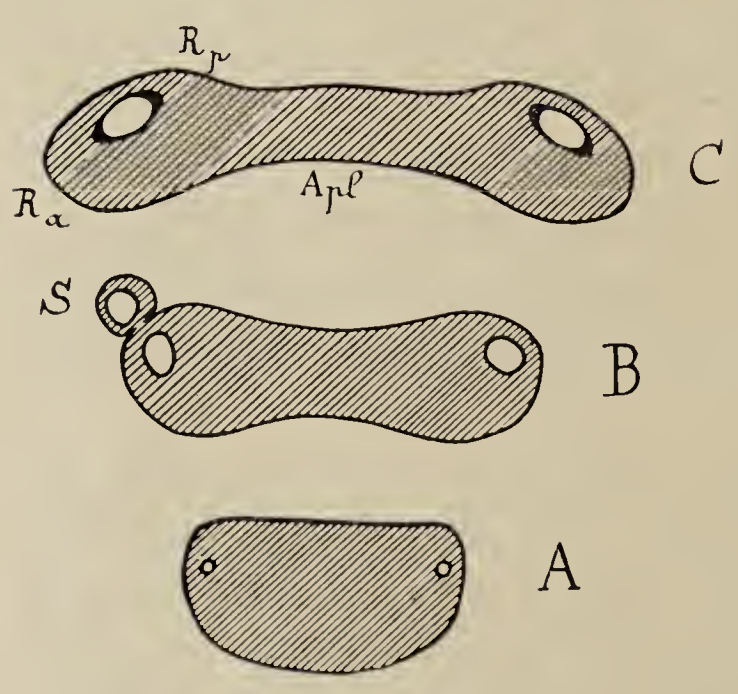


FIG. 17. — *Asterochlœna laxa.* Traces foliaires à divers états.

A, trace foliaire sortante, quittant la masse libéro-ligneuse du stipe.

B, trace foliaire à peu de distance au-dessus du point d'insertion de la fronde sur le stipe. — S, anneau sortant.

C, état de la trace foliaire sur les frondes les plus éloignées du stipe. — *Apl.*, apolaire médiane ; R_a, R_p, renflements récepteurs.

sont remplis par de petits éléments à parois épaissies : fibres primitives sclérifiées ou éléments de protoxylème (?). Les traces foliaires, très nombreuses, prennent naissance au voisinage de l'extrémité des rayons de l'étoile. Au début de la sortie on voit un pôle ligneux intérieur au bois, qui se

divise en deux ; ceux-ci s'écartent l'un de l'autre suivant une ligne perpendiculaire au rayon. La masse ligneuse ovale, enveloppant ces deux pôles, se sépare de l'étoile et constitue la trace foliaire sortante. Les deux pôles se rapprochent des extrémités et deviennent le point de départ des deux boucles périphériques. Au début la petite masse sortante semble avoir deux plans de symétrie rectangulaires (A, fig. 17, texte). Plus tard les boucles périphériques se tournent vers la face postérieure du pétiole (B, fig. 17 et fig. 81, pl. XI).

Le moment où la trace sortante n'a qu'un seul pôle correspond au *stade annulaire,* que nous avons défini pour les *Ankyropteris*. Les fig. A et B (fig. 17), correspondent au *stade clepsydroïde*. L'analogie de ces deux figures avec les fig. 88 et 89, pl. XII, données pour l'*Ankyropteris corrugata*, est frappante.

Les fig. 17, A et B du texte ; 81, pl. XI, ont été exécutées d'après trois préparations d'*A. laxa ;* deux d'entre elles nous ont été communiquées par M. le Professeur de Solms, la troisième nous a été communiquée par M. le Conservateur J.-T. Sterzel. La fig. 17, C, a été dessinée d'après les frondes les plus extérieures, qu'on observe sur les échantillons silicifiés de la Kunsthütte (Chemnitz). Nous adressons ici nos sincères remerciements à MM. de Solms et Sterzel.

Les stipes d'*Asterochlœna* portent des racines et des écailles, comme les stipes d'*Ankyropteris*.

CHAPITRE II.

La trace foliaire dans les genres DIPLOLABIS et ZYGOPTERIS.

Le genre *Diplolabis* a été créé par B. Renault (27) en 1896 pour deux Fougères nouvelles : l'une le *D. forensis* avait été trouvée dans un caillou roulé de la Loire et l'autre, le *D. esnostensis* provenait du Culm d'Esnost. Cette dernière plante est identique au *Zygopteris Römeri* décrit en 1892 par M. de Solms (35) dans son travail sur les végétaux du Culm de Falkenberg. Cet auteur l'avait avec raison rapproché de *M. duplex*.

La masse ligneuse du rachis primaire des *Diplolabis* (fig. 4 et 5, pl. I ; fig. 96, pl. XIV) (1), a la forme d'un X ou encore d'une double tenaille, d'où le nom proposé par Renault pour désigner ce genre. Elle est constituée par une lame horizontale courte ou *apolaire médiane*, *Apl.*, et par quatre lames longues et épaisses, inclinées à environ 45° sur les plans de symétrie et que nous appellerons *antennes, Ant. p, Ant. a.* Chaque antenne se termine par un renflement arrondi, plus ou moins saillant, ou *renflement récepteur*, R, devant lequel est placé un groupe trachéen ou pôle fondamental Δ. Les trachées sont logées dans un petit sinus, dont elles paraissent tapisser tout le fond.

Le liber enveloppe complètement le bois et forme comme chez *M. duplex* deux maxima avec gros tubes criblés, l'un

(1) La fig. 4 représente la préparation originale de *D. Römeri*, étudiée par M. de Solms et conservée au Musée de Breslau. — La fig. 5 représente la préparation originale du *D. esnostensis* de Renault (Museum de Paris).

sur la face antérieure, l'autre sur la face postérieure de l'apolaire médiane.

Emission des pièces sortantes chez D. Römeri (fig. 18, texte ; fig. 96, pl. XIV). — *Stade* 1. — Chaque renflement récepteur bourgeonne latéralement et donne naissance à un arc

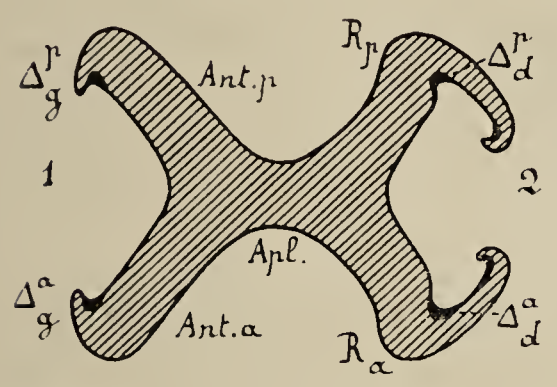


Fig. 18. — *Diplolabis forensis,* masse ligneuse d'un rachis primaire. (Schéma dessiné d'après la préparation, c. 3, B. 9, coll. Roche).

Apl., apolaire médiane.
Ant.a, Ant.p, antennes.
R_a, R_p, renflements récepteurs.
Δ, Δ, pôles fondamentaux.
1, 2, Etats successifs de la sortie.

recourbé, composé de petits éléments scalariformes. C'est cette ébauche, qui en progressant devant les trachées est cause en partie de la formation du sinus polaire où elles sont logées.

Au stade 2, les deux arcs naissants convergent vers l'axe de symétrie droite gauche, où ils ne tardent pas à fusionner. Une lame ligneuse continue s'étend maintenant d'un renflement récepteur à l'autre. Il s'est formé une boucle périphérique triangulaire, constituée par les deux antennes et par la double pièce sortante. Cette boucle est remplie par du tissu libérien, détruit sur nos figures (fig. 96, pl. XIV).

Au stade 3, une fissure se produit au niveau des sinus polaires et libère la pièce sortante sous forme d'un arc mince à extrémités recourbées, où sont logés des pôles trachéens (fig. 5, pl. I).

Enfin, la pièce sortante s'éloigne, puis se divise en deux arcs à concavité tournée vers la pièce mère.

Chacune des demi-pièces sortantes se contracte et prend un aspect analogue à celui des demi-pièces sortantes de *Metaclepsydropsis ;* elle constitue *une chaîne à courbure directe,* c'est-à-dire à concavité tournée vers la pièce mère.

La fig. 5bis, pl. I, représente un rachis secondaire de

Diplolabis (1). La masse ligneuse se lit comme chez *M. duplex*. Elle comprend (fig. 97, pl. XIV) une apolaire médiane, *Apl.*, prolongée par deux renflements récepteurs postérieurs R_p ; ces renflements sont terminés en crochets ; à la face interne des crochets, on trouve les pôles postérieurs : Δ_g^p, Δ_d^p. Les deux pièces réceptrices antérieures sont représentées par une large saillie, située au fond de la concavité de l'arc ligneux ; de part et d'autre de la saillie, on trouve les pôles antérieurs : Δ_g^a, Δ_d^a ; on remarquera que cette saillie est plus large que sur les rachis secondaires de *M. duplex* (R_a, fig. 92, pl. XIII).

Le rachis secondaire de la fig. 97 offre deux pièces sortantes, S_g, S_d, destinées à des rachis tertiaires. Ces deux arcs ligneux tendent à prendre le même degré de différenciation que la pièce mère, c'est-à-dire à acquérir eux aussi une saillie représentant les deux pièces réceptrices antérieures. Ils semblent plus différenciés que chez *M. duplex*.

Malgré leur aspect assez différent au premier abord, il y a, on le voit, de grandes ressemblances entre les traces foliaires de *M. duplex* et de *D. Römeri*. Le mécanisne de la sortie est le même de part et d'autre. La masse ligneuse du *Diplolabis* est caractérisée surtout par la plus grande différenciation des *pièces réceptrices*. Tandis que chez *Metaclepsydropsis*, la pièce réceptrice ne formait qu'une masse compacte, un gros *renflement récepteur*, chez *Diplolabis*, elle comprend deux régions bien distinctes : une région réceptrice proprement dite et une région destinée à unir la première à l'apolaire médiane. Cette transformation est le résultat du déplacement des pôles fondamentaux ; ceux-ci au lieu de se former toujours au voisinage de l'axe de symétrie droite-gauche, s'écartent l'un de l'autre et se rapprochent des sommets des pièces réceptrices. Dès lors, toute la portion de la masse ligneuse comprise entre le pôle et l'apolaire médiane constitue

(1) Préparation 209, boîte 9, de la Collection Roche (Museum de Paris).

l'*antenne*, toute la portion située en arrière du pôle conserve la fonction réparatrice et constitue par conséquent le *renflement récepteur*.

Cette transformation existe déjà en puissance chez les *Metaclepsydropsis*. A un stade bien déterminé de la sortie en effet (stade 2), la trace foliaire offre sur le côté une boucle périphérique triangulaire, semblable à celle des *Diplolabis*, et l'allure des pièces réceptrices rappelle beaucoup celle des pièces réceptrices des *Diplolabis* (côté droit de la fig. 14 du texte, page 124).

Le tableau suivant résume les différences relevées entre les deux traces foliaires :

METACLEPSYDROPSIS.	DIPLOLABIS.
Apolaire médiane large, mais courte et peu marquée.	Apl. mince, mais plus longue que chez *M. duplex* et bien caractérisée.
Pièces réceptrices, réduites aux renflements récepteurs qui sont énormes ; pas d'antennes.	P. r. comprenant un renflement récepteur arrondi et saillant et une antenne longue et épaisse.
Pôles sortants prenant naissance au voisinage de l'axe de symétrie droite-gauche.	P. s. séparés de l'axe de symétrie droite-gauche par la longueur de l'antenne.

Quant aux rachis secondaires du *Diplolabis Römeri*, ils ont une structure tellement semblable à celle des rachis secondaires du *M. duplex*, qu'il est difficile de les distinguer les uns des autres. Ils sont caractérisés par une chaîne libéro-ligneuse à courbure directe, ce que Roche et Renault exprimaient en disant que le bois des rachis secondaires et tertiaires avait la forme d'un C. Les *Diplolabis* sont donc très voisins des *Metaclepsydropsis*. Pour passer du second genre au premier, il suffit d'imaginer que l'apolaire médiane du *Metaclepsydropsis duplex* s'amincit en s'allongeant un peu, que les pièces réceptrices deviennent plus sveltes, enfin que les pôles ligneux s'écartent de l'axe de symétrie droite-gauche

pour se rapprocher de l'extrémité des pièces réceptrices. On obtiendra ainsi une masse ligneuse profondément découpée par quatre sinus libériens et qui sera très semblable à celle des *Diplolabis*.

Aux *Diplolabis* se rattache le *Zygopteris primaria* de Cotta (15) ; c'est avec les *Tubicaulis* et les *Asterochlœna*, l'un des trois premiers genres de la famille des Zygoptéridées, qui ait été découvert. On ne connaît encore qu'une seule espèce du genre *Zygopteris*, et cette espèce n'est représentée que par un seul exemplaire silicifié, qui provient des tufs permiens de Chemnitz. La description, que Stenzel donne de cet exemplaire (37), laisse place à de nombreux doutes, que nous allons essayer de lever.

La trace foliaire du *Z. primaria* se relie aisément à celle des *Diplolabis* (fig. 19 du texte ; fig. 102 et 103, pl. XV).

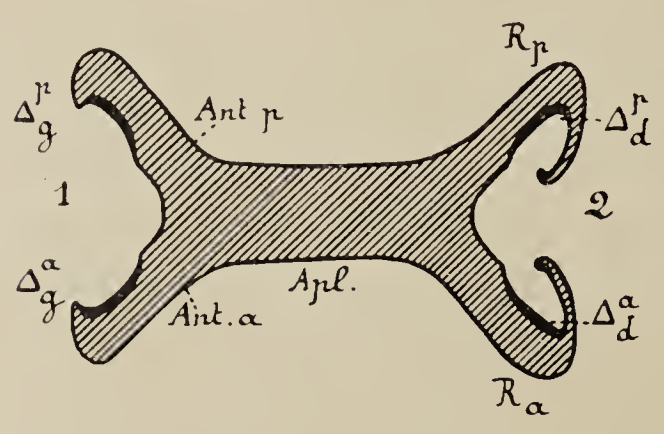


Fig. 19. — *Zygopteris primaria*, masse ligneuse d'un rachis primaire.
Apl., apolaire médiane.
Ant.a, Ant.p, antennes.
R_a, R_p, renflements récepteurs.
Δ, Δ, pôles étalés.
1, 2, stades successifs de la sortie.
Cette figure est comparable à la fig. 18, donnée pour les *Diplolabis* et à la fig. 14, donnée pour les *Metaclepsydropsis*.

L'apolaire médiane très grande, a la forme d'un rectangle large et long ; à ses extrémités s'élèvent les quatre antennes inclinées approximativement à 45° sur les plans de symétrie ; elles sont relativement plus courtes que chez *Diplolabis*, eu égard surtout au grand développement de l'apolaire médiane. Les renflements récepteurs ne forment plus une grosse saillie comme chez *Diplolabis* ; ils se placent exactement dans le prolongement de l'antenne. Les pôles Δ, Δ, situés devant les renflements récepteurs sont très étalés ; c'est-à-dire que les trachées constituent une bande légèrement déprimée, qui atteint presque la moitié de la longueur de la pièce réceptrice.

L'étalement des pôles est dû probablement à l'émission répétée des sorties, ou bien c'est une réminiscence de la structure du *Clepsydropsis antiqua*. Ces bandes de protoxylème sont bien visibles sur la fig. 103, pl. XV.

Les renflements récepteurs donnent naissance par bourgeonnement à des demi-arcs sortants très grêles ; ceux-ci s'allongent et convergent vers l'axe de symétrie droite-gauche (S_a, S_p, fig. 103 et fig. 19, du texte). Il est donc certain que les demi-arcs sortants ne naissent pas aux extrémités de l'apolaire médiane comme B. Renault et Stenzel (37) l'avaient supposé. Malheureusement la conservation de l'échantillon de Chemnitz est très défectueuse et nous n'avons pas pu élucider un certain nombre de points. L'origine des demi-arcs sortants reste obscure ; on peut se demander en effet si la bande trachéenne étalée ne joue pas dans l'élaboration de la sortie un rôle plus actif, que le sinus polaire du *Diplolabis*. Nous ne savons pas davantage s'il se forme des boucles périphériques triangulaires comme chez *Diplolabis*, ou si au contraire les demi-arcs sortants s'unissent seulement après avoir quitté les renflements récepteurs.

En tout cas, après s'être unis quelque temps sur la ligne de symétrie droite gauche, les demi-arcs sortants se séparent de nouveau et chacun se rend dans un rachis secondaire distinct, contrairement à ce que pensait Stenzel, qui croyait que *Z. primaria* n'avait que deux files de ramifications (37). Le phénomène est bien visible, notamment sur la plaquette conservée au Berliner Museum. Ce fragment est limité par deux faces parallèles, perpendiculaires à la direction générale des frondes ; il suffit donc de regarder successivement le dessous et le dessus de l'échantillon pour voir le parcours suivi par les demi-pièces sortantes. On constate que chacune se rend dans un organe distinct ; à la vérité, ces deux organes sont coalescents à leur base ; chacun d'eux, par des divisions répétées, donne naissance sur son côté libre à un faisceau de ramifications étalées dans le même plan. Ce plan est parallèle au plan de symétrie principal du rachis primaire ; celui-ci

prend donc l'aspect d'un axe, pourvu de deux files d'appendices, disposés en ordre distique.

En somme *Z. primaria* ne fait qu'accentuer un peu plus les caractères de *D. Römeri* (1). L'apolaire médiane nulle pour ainsi dire chez *M. duplex*, nettement marquée chez *Diplolabis* (plus développée chez *D. forensis* que chez *D. Römeri*), devient chez *Z. primaria* une région très apparente de la trace foliaire. Les antennes sont encore très belles, mais les renflements récepteurs se sont réduits ; il en résulte une diminution du volume des sorties. Celles-ci sont beaucoup moins fortes que chez *Diplolabis* et paraissent aussi moins différenciées.

Résumé des Chapitres I et II. — Les différents genres de Zygoptéridées que nous venons d'examiner ne sont pas fondamentalement séparés les uns des autres ; chacun d'eux présente avec celui qui le suit et avec celui qui le précède des affinités très étroites ; aussi avions-nous d'abord pensé à réunir dans un même genre : *Z. primaria, D. Römeri, D. forensis* et *M. duplex*. *Diplolabis* et *Metaclepsydropsis* auraient été de simples sections du genre *Zygopteris ;* mais alors il n'y avait pas de raison de laisser en dehors de ce genre les *Clepsydropsis* d'Unger, car du *Clepsydropsis antiqua* jusqu'au *Zygopteris primaria,* nous avons une série ininterrompue de formes dérivées les unes des autres ; fait important à noter, cette série est d'accord avec l'ordre chronologique, c'est-à-dire avec l'ordre d'apparition de ces formes successives. Il nous a semblé préférable d'élever nos quatre groupes au rang de genres, d'autant plus que nous ne connaissons probablement qu'une petite partie de leurs représentants et que de nouvelles recherches révèleront sans doute un grand nombre de formes intermédiaires entre celles que nous possédons déjà.

---

(1) La ressemblance du *Z. primaria* avec les *Diplolabis* est si grande, que nous avons trouvé dans la collection Roche au Museum une préparation de *Z. primaria* étiquetée *Diplolabis*.

Nous assistons ainsi à une différenciation de plus en plus grande de la trace zygoptéridienne. La masse ligneuse primitivement trapue, à contour ovale, à peine amincie dans sa région centrale, se découpe profondément chez les successeurs des *Clepsydropsis ;* elle se différencie peu à peu en une lame centrale inactive et dépourvue de trachées et quatre lames latérales ou pièces réceptrices. Ces dernières se différencient à leur tour en antenne et renflement récepteur. La spécialisation des parties atteint son apogée chez *Diplolabis* et *Zygopteris*.

Pour terminer, nous rappellerons que la série *Clepsydropsis-Zygopteris* nous a conduit à des traces foliaires en forme d'X, c'est-à-dire chez lesquelles les pièces réceptrices sont inclinées à 45° sur les plans de symétrie. La série que nous allons examiner maintenant, conduit au contraire à des traces foliaires en forme d'H.

CHAPITRE III.

La trace foliaire dans le genre ETAPTERIS.

Description de la trace foliaire de l'Etapteris Scotti.

Historique. — Sous le nom d'*Etapteris Scotti*, nous décrirons le *Rachiopteris Lacatti* Binney et Will.. Cette fougère a été découverte par Binney (11) dans les coal-balls des *lower coal measures* d'Angleterre et décrite par Williamson (41). Elle existe également dans les coal-balls du Bassin de la Ruhr, où elle a été signalée par M. le Professeur J. Felix (17); elle appartient donc au Westphalien inférieur. Néanmoins, Binney et Williamson l'avaient crue identique au *Zygopteris Lacattei* B. R., trouvé par Renault dans les silex permiens d'Autun (24).

Malgré une grande similitude de forme, les deux plantes sont certainement différentes (1), comme l'a fait remarquer Stenzel (37). Stenzel à son tour a cru pouvoir identifier le *R. Lacatti* au *Z. elliptica* B. R. (24). Cette nouvelle attribution est encore inexacte. En effet, Renault revenant sur son premier travail annonçait en 1896 (27), que son *Zygopteris elliptica* était en réalité un pétiole d'*Anachoropteris* d'une espèce nouvelle.

Nous avons heureusement retrouvé dans la collection Renault au Museum de Paris, la préparation type de *Z. elliptica;* nous avons trouvé une seconde préparation dans la collection Roche (préparation de la boîte 13), étiquetée *Z.*

---

(1) Les caractères distinctifs d'*E. Scotti* et *E. Lacattei* seront détaillés au Chapitre VII de la Troisième Partie. Voir les fig. 111, 112, 113, 114, pl. XVI.

Brongniarti. De plus, nous avons rencontré dans la collection Roche, deux excellents échantillons silicifiés de *Z. elliptica* de tous points conformes au dessin de Renault (24, fig. 10, pl. VII). Nous avons d'abord cru comme cet auteur, qu'il s'agissait de pétioles d'*Anachoropteris* offrant une structure très particulière ; un examen plus attentif et la comparaison avec d'autres types nous ont convaincu que le *Z. elliptica* était un rachis secondaire de Zygoptéridée. Nous ne doutons plus aujourd'hui, qu'il ne soit le rachis secondaire d'*Etapteris Lacattei* B. R. Les deux organes seraient d'ailleurs, d'après Renault (27), très communs dans les mêmes localités : le Champ des Borgis et les Communaux de St-Martin.

De toutes façons, les noms de *Z. Lacattei* et de *Z. elliptica* ne peuvent pas continuer à désigner l'espèce de Binney et Williamson. Nous proposons donc de dédier cette espèce à M. le Dr D.-H. Scott, l'éminent paléobotaniste, dont les travaux sur les végétaux à structure conservée des *lower coal measures* sont universellement connus et appréciés. Le nom d'*Etapteris*, que nous proposons pour désigner le genre correspondant, est destiné à rappeler la forme d'H ou d'êta majuscule, que présente la trace foliaire chez les quatre représentants de ce groupe de Zygoptéridées.

La trace foliaire de l'*Etapteris Scotti* (fig. 111 et 112, pl. XVI), nous offre au centre une lame ligneuse horizontale, composée de vaisseaux aréolés et dépourvue de trachées ; cette *apolaire médiane, Apl.*, est rectangulaire et légèrement renflée en son milieu. A chaque extrémité de l'apolaire médiane et dirigées perpendiculairement à elle, nous trouvons deux masses ligneuses ovales, renflées, composées également de vaisseaux aréolés. Chacune présente en outre quelques trachées sur sa face externe, dans la région qui regarde l'axe de symétrie droite gauche. Nous appellerons ces quatre masses ligneuses : *pièces réceptrices proprement dites*, R_a, R_p (fig. 20 du texte), parce que se sont elles qui fournissent toutes les sorties. Chaque pièce réceptrice est

reliée à la lame ligneuse centrale par une seule file de vaisseaux, que nous appellerons le *pédoncule, Ant.*

L'organe a manifestement deux plans de symétrie rectangulaires. Une rangée de gros tubes criblés, accompagnés d'éléments plus petits (maximum libérien) tapisse chaque face de l'apolaire médiane (M_a, fig. 112, pl. XVI) et remonte le long des pièces réceptrices.

La fronde se ramifie rapidement. En outre les sorties libérées cheminent quelque temps à l'intérieur du rachis primaire, avant de se rendre dans les rachis secondaires ; sur une section transversale, on observe en général trois sorties libérées, à des états différents, plus une quatrième en préparation. Ceci permet d'étudier facilement les phases successives de l'émission des pièces sortantes. Il suffira d'une section convenablement choisie pour dresser le tableau suivant :

ETATS SUCCESSIFS DE LA PIÈCE SORTANTE DANS LA FRONDE D'E. SCOTTI.

(Fig. 20 du texte ; fig. 111, pl. XVI).

Stade 0 (côté droit de la fig. 20). — Les deux pièces réceptrices de droite ont une structure homogène. Le contour

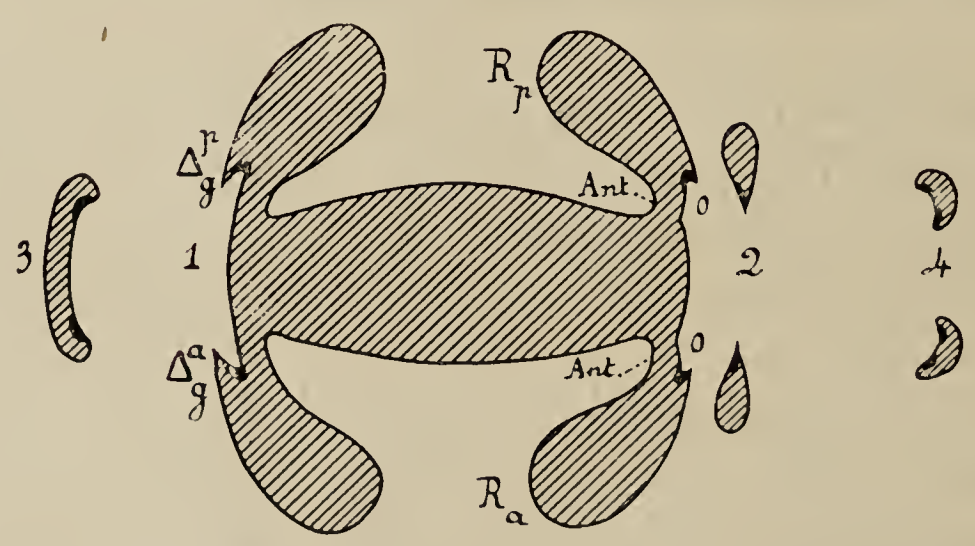


FIG. 20. — *Etapteris Scotti,* masse ligneuse d'un rachis primaire.
R_p, R_a, pièces réceptrices proprement dites.
Ant, pédoncules.
Δ, Δ, pôles fondamentaux.
0, 1, 2, 3, 4, états successifs de la pièce sortante.

latéral de la réceptrice prolonge exactement le pédoncule ;

théoriquement les pôles trachéens Δ, qui se trouvent à la jonction de la réceptrice ne devraient donner lieu ni à une saillie, ni à une encoche. (Cette structure théorique serait réalisée chez *E. diupsilon*). En fait sur nos figures il y a déjà une petite encoche, 0, 0, fig. 20.

Stade 1. — Sur le côté des deux réceptrices de gauche apparaissent en même temps deux renflements ou bourgeonnements, qui ont pour points de départ les pôles trachéens et qui gagnent plus ou moins vers le sommet de la réceptrice sans atteindre ce sommet toutefois ; ces renflements ne sont composés que de petits éléments scalariformes (1). Ils constituent l'ébauche des demi-pièces sortantes ; leur extrémité antérieure acuminée, forme un crochet à l'intérieur duquel sont les trachées, Δ_g^a, Δ_g^p, fig. 20.

Stade 2 (sur la droite). — Chaque demi-pièce sortante se sépare par une fissure verticale de la réceptrice. A ce moment, elle est ovale, arrondie à son sommet, acuminée à son extrémité antérieure où se trouvent les trachées. Les deux demi-pièces sortantes cheminent sur une courte distance parallèlement les pointes en regard. Cet état intéressant ne s'observe que sur certains exemplaires, comme celui de la fig. 20 du texte. On observe un état analogue sur le pétiole d'*E. diupsilon* fig. 6, pl. I, et sur celui d'*E. Lacattei*, fig. 113, pl. XVI.

Stade 2bis. — Bientôt l'aspect des demi-pièces sortantes se modifie ; il survient un changement d'alignement dans les vaisseaux ligneux, une *conversion*, qui a pour effet d'amener les deux demi-pièces sortantes au contact l'une de l'autre. Il semble qu'elles aient culbuté toutes deux de 90°, pour venir se rencontrer sur l'axe de symétrie droite-gauche.

Il arrive le plus souvent que les deux demi-pièces sortantes effectuent leur conversion sans avoir quitté la pièce réceptrice, ou plutôt on voit la conversion dans l'alignement des

(1) Williamson (**41**) a remarqué que les éléments, situés sur le bord externe de la pièce réceptrice, sont scalariformes et non aréolés.

vaisseaux ligneux s'opérer à mesure que le bourgeonnement de la pièce réceptrice progresse. Le stade 2 n'aura pas alors l'aspect représenté sur la fig. 20 du texte, mais celui représenté sur la fig. 111, pl. XVI, où les deux demi-pièces sortantes sont déjà unies par une mince lame ligneuse. Toutefois l'union des deux demi-pièces sortantes n'a jamais lieu qu'après leur libération complète. Il ne se forme donc pas de boucle périphérique temporaire, comme chez *Metaclepsydropsis* et *Diplolabis*.

Stade 3 (fig. 20, sur la gauche). — Les deux demi-pièces sortantes sont soudées et constituent un arc unique, à concavité tournée vers la pièce mère.

Stade 4 (sur la droite). — L'arc unique se coupe en deux petits arcs à concavité toujours tournée vers la pièce mère. Les deux petits arcs ligneux s'éloignent en divergeant et se rendent chacun dans un rachis secondaire. Chacun peut donner naissance sur son côté libre à une sortie hâtive.

Remarque. — Les numéros donnés ici aux stades successifs d'émission de la pièce sortante, ont été conservés pour toutes nos figures. (Les numéros impairs pour la gauche, les numéros pairs pour la droite). Ceci permettra de comparer ensemble les rachis primaires des quatre *Etapteris* (fig. 2 et 6, pl. I; fig. de la pl. XVI). Ceci permettra encore de comparer directement le genre *Etapteris* au genre *Metaclepsydropsis* (pl. XIII), et au genre *Diplolabis* (pl. XIV), toutes ces figures ayant été orientées de la même façon.

Rachis secondaires d'E. Scotti. — Ils sont peu connus; étant habituellement très petits. La fig. 21 du texte est un schéma dessiné d'après la préparation n° 557 de la collection de M. le Professeur de Solms. Les rachis secondaires d'*E. Scotti* se ramifient perpendiculairement au rachis primaire. Ils ont une masse ligneuse trapue, que nous essaierons de lire tout de suite en nous basant sur les résultats fournis

par *Ankyropteris westphaliensis* et par *Metaclepsydropsis duplex*.

Nous trouvons ici deux bosses postérieures volumineuses, qui sont les pièces réceptrices postérieures R_p, R_p. Elles sont séparées par un léger étranglement, qui constitue une apolaire médiane très courte.

Les sorties destinées aux rachis tertiaires sont fournies

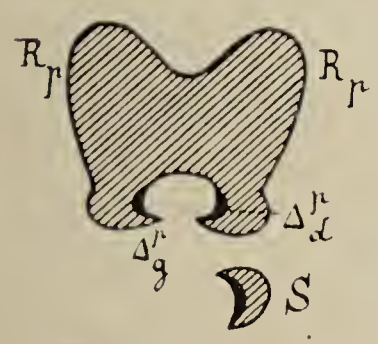


Fig. 21. — *E. Scotti*, masse ligneuse d'un rachis secondaire (préparation 557, collection de M. de Solms).
R_p, R_p, pièces réceptrices postérieures.
Δ, Δ, pôles fondamentaux.
S, sortie destinée à un rachis tertiaire.

par deux crochets situés devant les pièces réceptrices postérieures. Ils contiennent chacun un pôle fondamental postérieur Δ^p_g, Δ^p_d, à leur face interne. Ces deux crochets représentent des demi-pièces sortantes en train d'effectuer leur conversion, c'est-à-dire en train de prendre la forme d'un petit arc à concavité tournée plus ou moins vers la pièce mère. Les pièces réceptrices antérieures sont complètement atrophiées et n'ont pas laissé de trace visible ; il n'y a pas émission de demi-pièces sortantes antérieures : les rachis secondaires ne porteront que deux files de rachis tertiaires.

Rachis secondaires d'E. Lacattei. — Les rachis secondaires d'*E. Lacattei* B. R., sont, comme nous l'avons dit, représentés par le *Zygopteris elliptica* (fig. 22 du texte) ; ils sont plus différenciés que ceux d'*E. Scotti*, que nous venons d'étudier. Ils offrent une apolaire médiane, *Apl.*, assez longue, légèrement courbée, à concavité antérieure ; aux extrémités de cette lame s'élèvent deux pièces réceptrices postérieures R_p, R_p, rappelant par leur développement celles du rachis primaire (fig. 113 et 114, pl. XIII). Les sorties prennent naissance comme chez *E. Scotti;* c'est-à-dire qu'à la face antérieure de la masse ligneuse, à la jonction de l'apolaire médiane et

des pièces réceptrices, nous trouvons deux crochets, qui représentent l'ébauche des arcs sortants postérieurs. Un examen attentif montre que ces crochets sont fixés directement sur la région antérieure de la pièce réceptrice et non sur l'apolaire médiane. L'adhérence entre l'apolaire médiane et les pièces réceptrices est, il est vrai, devenue plus large que sur le rachis primaire ; la place des pédoncules est néanmoins indiquée par un petit étranglement : *Ant.*, fig. 22. Les pièces

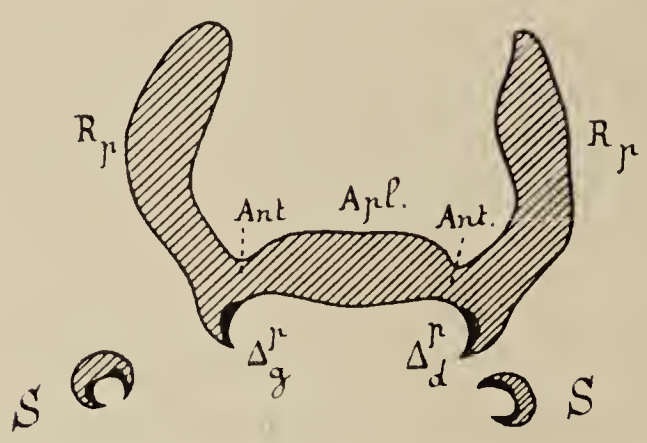


Fig. 22.— *Zygopteris elliptica* B.R., masse ligneuse d'un rachis secondaire d'*E. Lacattei*.

Rp, Rp, pièces réceptrices postérieures.

Ant., pédoncules.

Apl., apolaire médiane.

Δ, Δ, pôles fondamentaux.

S, arcs sortants destinés aux rachis tertiaires.

réceptrices antérieures n'ont pas laissé de traces. De même que chez *Diplolabis*, le rachis secondaire nous offre ici une réduite de la trace foliaire normale ; les différentes régions de cette trace ne restent plus aussi spécialisées que sur le rachis primaire ; elles tendent à fusionner en un arc unique, d'une épaisseur uniforme sur toute son étendue, mais à concavité postérieure.

La masse ligneuse des rachis secondaires des *Etapteris* a cependant comme celle des *Diplolabis* une tendance marquée à prendre une courbure directe, si l'on s'en tient à l'examen de la région antérieure. Toutefois, ils offrent une ressemblance frappante avec les pétioles d'*Anachoropteris*. C'est là un point sur lequel nous devrons revenir, quand nous voudrons rechercher l'origine des Anachoroptéridées ; nous dirons tout de suite que l'allure de chaîne à courbure inverse de la trace foliaire de *Z. elliptica* est dû uniquement à la forme des pièces réceptrices.

Les rachis tertiaires des *Etapteris* ne sont pas bien connus. Tout ce que nous savons, c'est qu'ils reçoivent un petit arc

ligneux à concavité antérieure ; mais nous ignorons, si plus haut ce petit arc se différenciera davantage.

Comparaison des Etapteris aux Diplolabis. — La trace foliaire des *Etapteris* est certainement très perfectionnée ; les pièces réceptrices tiennent à peine à l'apolaire médiane, leur spécialisation est donc poussée très loin. Si nous comparons cette trace à celle des *Diplolabis*, nous leur trouverons plusieurs caractères communs ; d'abord le mécanisme de la sortie est sensiblement le même dans les deux groupes ; c'est ce qui ressort immédiatement de la comparaison des *états successifs de la pièce sortante* chez *D. Römeri* et *E. Scotti*. Le fait que les premiers stades de la sortie, qu'on observe chez *Etapteris*, sont simplifiés chez *Diplolabis* est un caractère accessoire : il se traduit par la formation de boucles périphériques temporaires chez ces derniers. L'apolaire médiane des *Diplolabis* est courte ; mais nous savons, qu'elle peut devenir beaucoup plus grande dans le genre *Zygopteris*, voisin des *Diplolabis ;* et il n'est pas douteux que cette région de la trace foliaire soit homologue de celle des *Etapteris*.

Les plus grandes différences que l'on relève entre les deux types résident dans la configuration des organes récepteurs; mais toute difficulté disparaît si nous admettons que les pôles fondamentaux sont homologues de part et d'autre ; cette hypothèse est toute naturelle, puisque c'est à partir d'eux et autour d'eux, qu'évoluent toutes les sorties, aussi bien chez *Etapteris* que chez *Diplolabis*. Il nous suffira alors de rappeler les définitions, que nous donnions au sujet de ce dernier (page 134) :

1° toute la région de la masse ligneuse située en arrière du pôle assume la fonction réparatrice et constitue le *renflement récepteur*.

2° toute la région comprise entre le pôle et l'apolaire médiane est destinée à unir celle-ci au renflement récepteur et constitue l'*antenne*.

Nous pouvons donc conclure que toutes les régions de la

trace foliaire d'*Etapteris Scotti*, sont homologues de celles de *Diplolabis Römeri* :

D. ROMERI.		E. SCOTTI.
Pôles fondamentaux		= Pôles fondamentaux.
Apolaire médiane		= Apolaire médiane.
Organe récepteur	Antenne	= Pédoncule.
	Renflement récepteur	= Pièce réceptrice proprement dite.

Peut-on passer directement d'*E. Scotti* à *D. Römeri?* Pour cela, il faudrait supposer que les pièces réceptrices proprement dites se réduisent progressivement, jusqu'à n'être plus que de simples renflements récepteurs, tandis qu'au contraire les pédoncules s'épaississent et s'allongent jusqu'à devenir des antennes, les pôles fondamentaux ne subissant qu'un déplacement corrélatif de ces deux modifications. C'est ce que nous pourrions croire, si nous ne connaissions que les deux genres : *Diplolabis* et *Etapteris*. En réalité nous savons que *Diplolabis* est dérivé du genre *Metaclepsydropsis* et nous allons montrer qu'il en est de même des *Etapteris*.

Nous connaissons en effet deux plantes intermédiaires ; ce sont : *E. diupsilon* Will. et *E. Tubicaulis* Gœpp..

E. diupsilon a été découvert par Williamson (43) dans les nodules du *Bullion Coal* de l'*Upper foot mine*. Il se relie sans peine à l'*Etapteris Scotti*. La masse ligneuse très grande se compose d'une apolaire médiane rectangulaire allongée et de quatre pièces réceptrices minces et longues (R, fig. 110, pl. XVI). Ces dernières sont légèrement arquées et s'effilent en pointe à leur extrémité. L'émission des pièces sortantes offre ici les mêmes états successifs (fig. 6, pl. I), que chez *E. Scotti*. La différence entre les deux espèces réside à première vue dans la forme des pièces réceptrices proprement dites, et surtout dans la nature des pédoncules, *Ant.* (fig. 110, pl. XVI) ; ceux-ci au lieu de n'être composés que d'une seule file de vaisseaux ligneux sont épais et adhèrent largement à

l'apolaire médiane. Il en résulte évidemment une individualisation moins nette des pièces réceptrices proprement dites. Nous en conclurons qu'*E. diupsilon* est moins différencié qu'*E. Lacattei* et *E. Scotti*.

E. Tubicaulis à son tour est moins différencié qu'*E. diupsilon*. Cette espèce a été découverte dans le calcaire de Falkenberg par Gœppert, qui l'a rapprochée avec raison du *Zygopteris primaria* : nous allons voir que ces deux espèces sont en réalité plus éloignées l'une de l'autre, qu'on ne pouvait le supposer du temps de Gœppert ; on ne connaissait alors ni les *Diplolabis*, ni les *Metaclepsydropsis*, ni les trois *Etapteris*, que nous venons d'étudier.

La trace foliaire d'*E. Tubicaulis* représente une trace d'*Etapteris* très condensée (fig. 93, pl. XIII ; fig. 109, pl. XVI). La masse ligneuse comprend une apolaire médiane très courte, *Apl.*, et quatre pièces réceptrices proprement dites, R, grosses et arrondies à leurs sommets, unies à l'apolaire médiane par des pédoncules très larges, *Ant.* ; apolaire médiane, pédoncules et pièces réceptrices ont sensiblement la même épaisseur. Tout l'ensemble a un aspect beaucoup plus lourd et plus massif que chez *E. diupsilon*. On remarquera la bande de petits éléments scalariformes (G, fig. 93, pl. XIII), qui bordent la face externe de la pièce réceptrice, au-dessus du pôle fondamental et qu'on observe aussi chez *E. diupsilon* ; cette bande représente l'ébauche de la demi-pièce sortante au stade 1.

Le mécanisme de la sortie demeure le même que chez *E. Scotti* et l'on observe toujours que les sorties libérées cheminent pendant au moins quatre segments à l'intérieur du rachis primaire avant de se rendre dans les rachis secondaires auxquels elles sont destinées (1)(fig. 2, pl. I ; fig. 109, pl. XVI).

Si nous plaçons à côté de la trace foliaire d'*Etapteris*

---

(1) Cette observation est due à M. de Solms (**35**).

Tubicaulis, celle de *Metaclepsydropsis duplex* (fig. 90 et 91, pl. XIII), nous serons frappés de la grande ressemblance qu'elles présentent entre elles. La seconde paraît être une *condensation* de la première. Pour passer de l'une à l'autre, il suffit de supposer que la masse ligneuse du *Metaclepsydropsis* a continué à s'amincir en son milieu ; que l'*apolaire médiane* s'est allongée un peu aux dépens des *renflements récepteurs*, qui du même coup sont devenus plus sveltes et moins épais, enfin que les pôles fondamentaux se sont écartés à une petite distance de l'axe de symétrie droite-gauche.

Nous avons remarqué qu'à la fin du stade 2 de l'émission de la pièce sortante du *M. duplex*, la moitié correspondante de la trace foliaire rappelait beaucoup le *Diplolabis Römeri*. De même, au début du stade 1, la moitié gauche de la trace foliaire de *M. duplex* (fig. 14 du texte, fig. 91, pl. XIII), rappelle étonnamment l'*Etapteris Tubicaulis*, tant par la situation des pôles, que par la forme des pièces réceptrices (fig. 93, pl. XIII).

On peut même se demander s'il ne conviendrait pas de ranger *E. Tubicaulis* dans le genre *Metaclepsydropsis*. *E. Tubicaulis* est bien un *Etapteris* ; il possède déjà les caractères essentiels de ce dernier genre, c'est-à-dire l'apolaire médiane et les pédoncules, bien marqués, puisque les pôles sont remontés le long des pièces réceptrices ; il ne se forme plus de boucles périphériques temporaires du moins d'une façon aussi nette que chez *M. duplex ;* enfin le grand nombre de pièces sortantes visibles sur une même section transversale est encore un caractère des *Etapteris* (fig. 2, pl. I).

Résultats du Chapitre III. — Il résulte de ces considérations que depuis le *Clepsydropsis antiqua* jusqu'à l'*Etapteris Lacattei*, nous avons une nouvelle série de formes, qui dérivent les unes des autres par des modifications continues de la trace foliaire. Les *Etapteris* ne sont donc pas dérivés des *Diplolabis* ou des *Zygopteris*, mais *ils forment une série parallèle à la série : D. Römeri — D. forensis — Z. primaria.*

Chez le *Metaclepsydropsis duplex*, nous avons observé l'écartement progressif des pôles destinés à la pièce sortante. *Etapteris* et *Diplolabis* sont dérivés tous deux des *Metaclepsydropsis*, mais dans deux directions divergentes. Tandis que chez *Diplolabis* les pôles fondamentaux s'éloignent définitivement de l'axe de symétrie droite-gauche pour se fixer au voisinage de l'extrémité des organes récepteurs, chez *Etapteris*, au contraire, les pôles fondamentaux s'écartent peu de l'axe de symétrie droite-gauche ; ils se fixent à une petite distance de cet axe. Dans le premier cas, nous aurons des traces foliaires avec des *antennes* très accusées et des *renflements récepteurs* de plus en plus petits ; dans le deuxième cas, nous aurons des renflements récepteurs très forts, très spécialisés, l'union de ces parties avec l'apolaire médiane devenant de plus en plus lâche. C'est ainsi que se forment les *pédoncules*, qui sont bien homologues par leur situation des antennes : ce sont des antennes demeurées courtes et qui tendent à devenir de plus en plus minces. Il y a, on le voit, une sorte de balancement entre les deux moitiés de la pièce réceptrice, entre la région pédonculaire et la région réceptrice proprement dite.

Nous désignerons chaque série par un numéro distinctif :

Série I. — *Clepsydropsis* — *Metaclepsydropsis* — *E. Tubicaulis* — *E. diupsilon* — *E. Scotti* — *E. Lacattei*.

Série II. — *Clepsydropsis* — *Metaclepsydropsis* — *D. Römeri* — *D. forensis* — *Z. primaria*.

Dans la série I comme dans la série II, l'ordre chronologique est respecté : *E. Tubicaulis* est le plus ancien des *Etapteris*, il appartient au Culm ; *E. diupsilon* et *E. Scotti* appartiennent tous deux au Westphalien inférieur; *E. Lacattei*, enfin, est permien.

Dans les deux séries, nous voyons s'accentuer l'étranglement de la masse ligneuse, commencé chez *Clepsydropsis* ; il aboutit finalement à la formation d'une apolaire médiane,

rectangulaire et allongée, chez les types les plus différenciés : *E. diupsilon, E. Lacattei* d'un côté, *Z. primaria* de l'autre. Au contraire, l'apolaire médiane est très courte chez les types les plus voisins des *Metaclepsydropsis,* chez *E. Tubicaulis* et chez *Diplolabis*. Le parallélisme des deux séries est donc très remarquable et très satisfaisant.

Le genre *Asterochlœna* est demeuré en dehors de nos deux séries ; mais nous savons qu'il se rattache directement aux *Clepsydropsis*. Nous ferons pour lui une série spéciale, que nous appellerons IV.

Série IV : *Clepsydropsis — Asterochlœna.*

CHAPITRE IV

Relations du genre ANKYROPTERIS avec les autres ZYGOPTÉRIDÉES.

SOMMAIRE. — 1. Comparaison des *Ankyropteris* aux *Etapteris*. — 2. Comparaison des *Ankyropteris* aux *Diplolabis* et aux *Zygopteris*. — 3. Comparaison d'*Ankyropteris Williamsoni* à *Metaclepsydropsis duplex*. — 4. Comparaison des *Ankyropteris* aux *Clepsydropsis* et aux *Asterochlœna*. — 5. Résultats de la comparaison du genre *Ankyropteris* aux autres Zygoptéridées.

Dans les trois chapitres qui précèdent, nous avons décrit brièvement quelques-uns des types les plus importants de la famille des Zygoptéridées ; nous avons constaté que ces types n'étaient pas isolés les uns des autres et qu'ils se rangeaient d'eux-mêmes dans trois séries très homogènes, ayant toutes pour point de départ le *Clepsydropsis antiqua*.

Nous avons désigné ces séries par les notations I, II et IV.

Nous devons maintenant rechercher de quel groupe ou de quelle série, le genre *Ankyropteris* se rapproche le plus.

1. *Comparaison des Ankyropteris aux Etapteris.*

Si nous nous reportons aux conclusions que nous a fournies l'étude de la trace foliaire dans le genre *Ankyropteris*, nous voyons tout d'abord que les *Etapteris* ne peuvent être comparés aux *Ankyropteris* (fig. 23 du texte). En effet, tandis que les premiers ont des renflements récepteurs volumineux très spécialisés, à peine unis à l'apolaire médiane par des pédoncules courts et grêles, les seconds possèdent seulement des renflements récepteurs réduits, mais par contre des

antennes très développées. Nous retrouvons ici les mêmes caractères, qui nous ont conduit à ranger *Etapteris* et *Zygopteris* dans deux séries différentes. La série I ne peut donc pas entrer plus longtemps en considération, et la classification, proposée par Stenzel (37), qui réunissait dans un même genre : *A. scandens*, *A. bibractensis*, et *Z. Tubicaulis*, *Z. Scotti* et *Z. Lacattei*, doit être rejetée.

2. *Comparaison des Ankyropteris aux Diplolabis et aux Zygopteris.*

Passons à la série II. Elle renferme des types qui offrent à première vue de très grandes ressemblances avec les *Ankyropteris* ; ce sont les *Diplolabis* et les *Zygopteris*. Si nous choisissons en particulier l'*Ankyropteris bibractensis*, var. *westphaliensis*, et si nous faisons momentanément abstraction de l'absence de plan de symétrie accessoire, nous pourrons sans difficulté établir une comparaison très serrée avec les deux genres en question. Nous avons en effet de part et d'autre (fig. 23 du texte) :

Une apolaire médiane large et forte,
- courte chez *Diplolabis*,
- longue chez *Zygopteris* et chez *A. westphaliensis*.

Quatre antennes épaisses et longues,
- rectilignes et inclinées à 45° sur les plans de symétrie chez *Diplolabis* et *Zygopteris*,
- fortement arquées chez *A. westphaliensis*.

Quatre renflements récepteurs courts et arrondis,
- saillants chez *Diplolabis*.
- effacés, c'est-à-dire prolongeant exactement l'antenne chez *Zygopteris* et *A. westphaliensis*,

Quatre pôles fondamentaux, un devant chaque renflement récepteur dans les trois genres,

En outre dans les trois genres, la pièce sortante est tournée de 90° par rapport à la pièce mère et sa face antérieure

offre une réduction importante, consistant surtout dans l'atrophie des organes récepteurs antérieurs (1).

Cette comparaison montre que les *Ankyropteris* sont, comme nous l'avions annoncé, des Zygoptéridées bien caractérisées. La ressemblance est surtout frappante entre *A. westphaliensis* et *Z. primaria* et il peut paraître facile de passer de l'un à l'autre. Mais ces deux types offrent aussi des différences, qu'il convient d'examiner soigneusement.

1° Chez *A. westphaliensis*, l'apolaire médiane est fortement courbée, les antennes antérieures sont beaucoup plus grandes que les antennes postérieures ; enfin, il n'y a que deux files de pièces sortantes au lieu de quatre. — Tout ceci est au fond la conséquence de la perte du plan de symétrie accessoire et ne saurait constituer une différence bien grande entre les deux genres : la pièce sortante d'*Ankyropteris* est simplement équivalente à deux demi-pièces sortantes de *Diplolabis*, ou, si l'on veut, la pièce sortante des *Diplolabis* ou des *Zygopteris* se divise par dichotomie en deux demi-pièces, qui sont pratiquement comparables à une pièce sortante unique d'*Ankyropteris*.

2° Chez *Zygopteris* les pôles sont étalés ; ils constituent une bande trachéenne ; au contraire chez *Ankyropteris* ils sont très condensés : il n'y a qu'un seul pointement trachéen, situé devant le renflement récepteur dans l'angle formé par la jonction du filament et de l'antenne. Ce caractère n'a pas non plus une grande valeur : il prouverait simplement que le second type est plus différencié que le premier, ce qui serait tout à fait normal, s'il en était dérivé comme nous le supposons en ce moment (2).

---

(1) Nous rappelons, que ce dernier caractère n'a pu être établi chez *Diplolabis* et *Zygopteris*, que parce qu'il avait d'abord été démontré chez *Ankyropteris*. Nous admettions ainsi, par anticipation que les *Ankyropteris* appartenaient bien à la famille des Zygoptéridées, comme tous les auteurs l'avaient admis avant nous.

(2) Le fait que le genre *Zygopteris* n'est connu que dans le Permien n'est pas un obstacle à cette dérivation : il pourrait être en effet plus ancien, que nous ne le supposons.

3° Une différence beaucoup plus importante est l'existence de *deux filaments* chez *Ankyropteris* (fig. 23 du texte), donnant

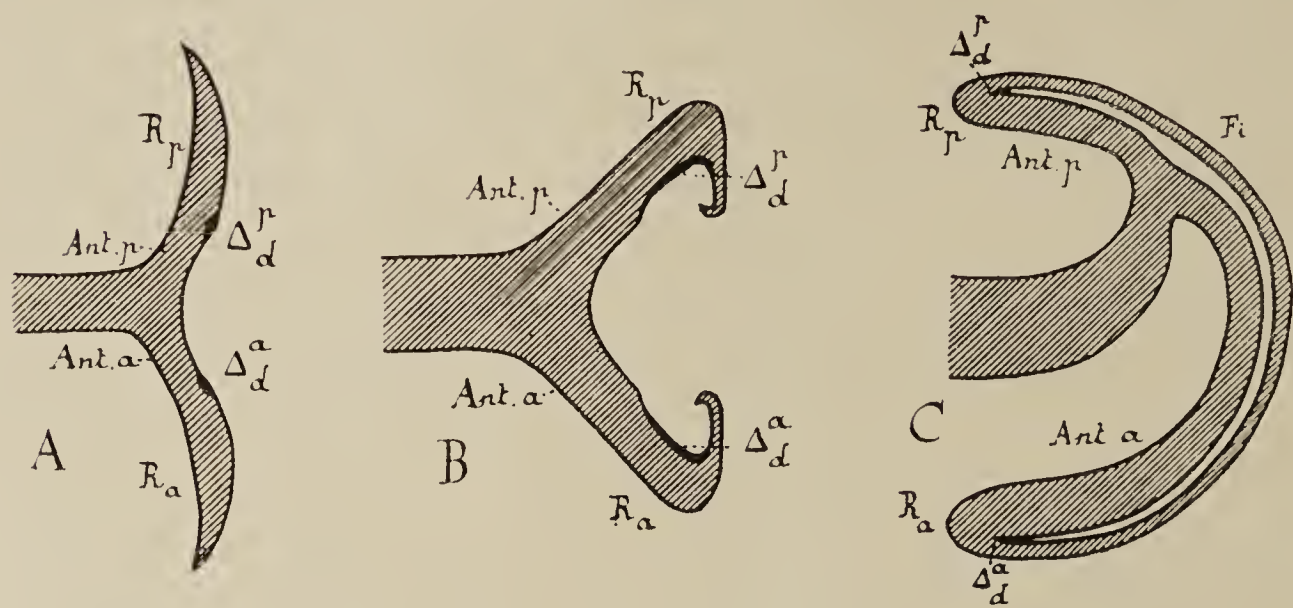


Fig. 23. — Comparaison des organes récepteurs dans les genres *Etapteris*, *Zygopteris* et *Ankyropteris*.

A. *Etapteris diupsilon*. — B. *Zygopteris primaria*. — C. *Ankyropteris westphaliensis*.

R_p, R_a, pièces réceptrices proprement dites ou renflements récepteurs.

Ant.p, *Ant.a*, pédoncules ou antennes.

Δ_d^p, pôle fondamental postérieur droit.

Δ_d^a, pôle fondamental antérieur droit.

Fi., filament.

lieu à la formation de *deux boucles ligneuses périphériques*, remplies de liber et très caractéristiques. Chez *Zygopteris* comme chez *Diplolabis*, les sorties successives sont émises une à une ; elles sont nettement séparées les unes des autres ; au contraire, chez *A. westphaliensis* et *A. corrugata*, l'émission des segments ligneux destinés aux sorties successives a lieu d'une façon continue et ces segments restent unis entre eux pour former le filament. Au total, cela ne change rien au mode d'émission de la pièce sortante, qui, dans les trois genres considérés, prend naissance par moitié sur les renflements récepteurs, les deux moitiés culbutant bientôt de 90° et venant au bout d'un temps plus ou moins long se rencontrer sur l'axe de symétrie droite-gauche.

4° En fait, chez *A. corrugata*, à part la non segmentation de la pièce sortante, corrélative de l'absence de surface de

symétrie accessoire, l'émission de la sortie ne présente pas d'autre particularité. Mais chez *A. westphaliensis* et *A. Williamsoni*, il y a quelque chose de plus : c'est l'intervention des antennes dans l'élaboration de la sortie. Dans tous les genres de Zygoptéridées, que nous avons examinés jusqu'ici, les renflements récepteurs assument à eux seuls la tâche d'émettre les pièces sortantes ; les antennes n'ont qu'un rôle passif : c'est d'unir les renflements récepteurs à l'apolaire médiane. Chez *A. westphaliensis* nous avons vu que la sortie prenait naissance par un mécanisme beaucoup plus compliqué ; la conclusion de notre étude a été que l'antenne jouait un rôle réparateur très important, en fournissant toute la région centrale de la pièce sortante. Ce phénomène, surprenant au premier abord, peut s'expliquer cependant, si nous tenons compte des déformations de la trace zygoptéridienne, auxquelles nous avons déjà assisté. Nous avons montré en effet, l'espèce de balancement, qui existe entre l'antenne et le renflement récepteur (fig. 23 du texte) :

Chez *Etapteris*, pièce réceptrice proprement dite très différenciée, pédoncule grêle.

Chez *D. Römeri* et *Z. primaria*, pièce réceptrice proprement dite réduite à l'état de renflement récepteur, pédoncule épaissi et allongé, devenant une antenne.

L'*Ankyropteris westphaliensis* accentue simplement le caractère des *Zygopteris* : la sortie reste volumineuse, pourtant le renflement récepteur a encore diminué et n'apparaît plus que comme la terminaison, le sommet arrondi de l'antenne. Or le renflement récepteur joue le rôle de réservoir d'eau, interposé entre les pièces sortantes et l'antenne ; tant qu'il est suffisamment gros, il peut alimenter des rachis latéraux assez forts, mais quand il diminue, comme dans le cas actuel, la quantité d'eau fournie par l'antenne devant passer toute entière par un point excessivement restreint, sera forcément réduite. Dans ces conditions l'antenne devient réceptrice à son tour et fournit des éléments ligneux (anneau réparateur interne), qui vont renforcer directement la sortie

sans subir de rotation de 90°. Chez *A. corrugata* où l'antenne reste inactive, l'anneau sortant est très grêle. C'est donc bien une suppléance du renflement récepteur par l'antenne antérieure, qui est réalisée chez *A. westphaliensis*.

Les transformations, que nous venons de voir, nous ont conduit tout naturellement à donner le nom d'*organe récepteur* ou de *pièce réceptrice* sans qualificatif à l'ensemble des deux régions, que nous avons appelées suivant les cas : antenne et renflement récepteur, ou pédoncule et pièce réceptrice proprement dite. L'*Ankyropteris westphaliensis* a élargi notre conception de l'organe récepteur, en nous apprenant que les deux régions de cet organe peuvent exercer toutes les deux la fonction réparatrice.

5° Enfin une dernière différence est à relever entre les genres *Zygopteris* et *Ankyropteris* ; c'est que chez ce dernier la pièce sortante est émise sous forme d'un *anneau fermé* ; nous savons que chez *Zygopteris* et *Diplolabis*, elle est émise sous forme d'un arc largement ouvert en avant, à concavité tournée vers la pièce mère. On peut remarquer que la forme annulaire de la pièce sortante chez *Ankyropteris* est précisément une conséquence de l'existence de boucles périphériques, la pièce sortante tendant à se pourvoir elle aussi de boucles périphériques à l'image de la pièce mère.

En résumé, il y a de grandes analogies entre la trace foliaire d'*A. westphaliensis* et celle de *Z. primaria*. Il y a aussi quelques différences ; mais aucune ne paraît être, au moins à première vue, un obstacle à ce que le genre *Ankyropteris* soit dérivé du genre *Zygopteris*.

3. *Comparaison d'Ankyropteris Williamsoni à Metaclepsydropsis duplex.*

Il y a également une analogie très remarquable entre les traces foliaires de *Metaclepsydropsis duplex* (fig. 90, pl. XIII) et d'*A. Williamsoni* (fig. 67, pl. IX). Chez le premier en effet, les antennes sont très courtes ou même n'ont jamais

existé, de sorte que les renflements récepteurs très puissants s'insèrent directement sur l'apolaire médiane, qui constitue la partie étranglée de la masse ligneuse ; l'ensemble a la forme d'une *clepsydre* ou d'un *sablier*. La trace foliaire d'*A. Williamsoni* revêt, elle aussi, cet aspect de *trace en clepsydre ;* la masse ligneuse, étranglée en son milieu, s'évase à ses extrémités pour recevoir directement l'insertion des renflements récepteurs ; les antennes sont peu marquées ; si elles existent, il faut admettre qu'elles sont fondues avec les extrémités de l'apolaire médiane. Il suffit de placer côte à côte la trace de *M. duplex* et celle d'*A. Williamsoni*, pour s'assurer de la similitude qu'elles présentent et pour faire apparaître en même temps les différences suivantes :

D'abord les renflements récepteurs très volumineux, chez *M. duplex*, sont réduits à deux saillies, légèrement acuminées chez *A. Williamsoni*.

En outre *A. Williamsoni* possède trois caractères importants qui font tout à fait défaut à *M. duplex :*

1. Des boucles périphériques permanentes.

2. Pièce sortante émise sous forme d'un anneau fermé et plus tard pourvue également de deux boucles périphériques.

3. Intervention directe des extrémités de l'apolaire médiane dans l'émission de la sortie.

Ainsi *A. Williamsoni* offre, par rapport à *M. duplex*, les mêmes différences qu'*A. westphaliensis* par rapport à *Z. primaria*. Il semble même qu'*A. westphaliensis* soit dérivé d'*A. Williamsoni* par un processus analogue à celui qui nous a conduit de *M. duplex* à *Diplolabis* et à *Z. primaria :* l'étranglement progressif de la masse ligneuse produit une apolaire médiane de mieux en mieux caractérisée, en même temps les pièces réceptrices se différencient de plus en plus et l'antenne s'individualise entre le renflement récepteur et l'apolaire médiane, peut-être aux dépens de tous les deux.

C'est pourquoi, nous avons pu dire, que dans le genre *Ankyropteris*, *A. Williamsoni* est à *A. bibractensis*, var.

westphaliensis, ce que *Z. duplex* est à *Z. primaria* dans le genre *Zygopteris* et nous avions été amené à regarder *Metaclepsydropsis* et *Diplolabis* comme de simples sections du genre *Zygopteris* (5).

De tout cela, nous conclurons que la série des *Ankyropteris* n'est pas dérivée de la série : *Metaclepsydropsis* — *Diplolabis* — *Zygopteris*. Elle a bien plutôt les apparences d'une série parallèle.

Quand nous avons voulu passer des *Diplolabis* aux *Etapteris*, nous avons constaté qu'il nous fallait d'abord remonter aux *Metaclepsydropsis*. De même ici, nous ne pouvons pas passer directement de *Z. primaria* à *A. westphaliensis*, non plus que de *M. duplex* à *A. Williamsoni*; nous devons donc remonter plus haut, c'est-à-dire aux *Clepsydropsis* eux-mêmes et ceci nous amène à comparer les *Ankyropteris* à la série : *Clepsydropsis* — *Asterochlœna*.

4. *Comparaison des Ankyropteris aux Clepsydropsis et aux Asterochlœna.*

Nous avons vu que la trace foliaire dans ces deux genres offrait entre autres caractères :

1° Deux boucles ligneuses périphériques permanentes, c'est-à-dire ne s'ouvrant jamais, même après la libération d'une sortie.

2° Une pièce sortante émise sous forme d'anneau fermé.

Ces deux caractères, que nous pouvons qualifier de primitifs, se rencontrent chez les *Ankyropteris*; ils constituent précisément deux des trois différences importantes, qui les séparent de la série : *Metaclepsydropsis* — *Zygopteris*. Inversement, ces mêmes caractères rapprochent étroitement les *Ankyropteris* des *Clepsydropsis* et des *Asterochlœna*.

Le genre *Asterochlœna* se distingue du genre *Clepsydropsis* (voir les fig. 15 et 17 du texte, pages 127 et 130) :

1° par la perte du plan de symétrie accessoire,

2° parce que les renflements récepteurs antérieurs sont plus volumineux que les renflements postérieurs,

3° parce que les boucles périphériques, au lieu d'être allongées suivant l'axe de symétrie droite-gauche, tendent à s'allonger verticalement, c'est-à-dire parallèlement à l'axe de symétrie principal.

Si nous remarquons, que ces trois caractères se retrouvent également chez *Ankyropteris*, s'ajoutant aux deux caractères communs déjà cités, nous serons portés à regarder ce dernier genre comme dérivé des *Clepsydropsis* par l'intermédiaire des *Asterochlæna*. Ceux-ci, il est vrai, ne sont connus actuellement que dans le Permien, mais les affinités étroites, qui les unissent aux *Clepsydropsis*, rendent extrêmement probable leur existence à une époque beaucoup plus ancienne. L'objection, qu'on peut élever contre cette dérivation, réside plutôt, selon nous, dans la forme même de la trace foliaire des *Asterochlæna*, qui présente cette particularité : c'est que l'apolaire médiane est déjà passablement allongée, surtout chez *A. ramosa*, tandis que les régions réceptrices restent encore peu différenciées. Chez *Ankyropteris*, le développement des pièces réceptrices paraît au contraire avoir marché de pair avec celui de l'apolaire médiane ; en outre la courbure de cette dernière est exactement inverse de ce qu'elle est chez *Asterochlæna* ; nous noterons encore que les rachis secondaires s'insèrent plutôt vers la face supérieure de la fronde, alors que chez *Asterochlæna*, les pièces sortantes s'échappent très nettement vers la face inférieure.

De toutes façons entre *Clepsydropsis* et *Ankyropteris*, il nous manque plusieurs types intermédiaires. En effet, tandis que la trace foliaire des *Asterochlæna* et des *Clepsydropsis* demeure très simple, très condensée, celle des *Ankyropteris* nous offre déjà un degré de différenciation, qui la rend comparable aux termes les plus perfectionnés de la série : *Metaclepsydropsis* — *Zygopteris*. Le genre *Ankyropteris* a sans doute renfermé beaucoup d'autres espèces, que celles qui nous ont été conservées, surtout si l'on songe, que ce genre

s'est maintenu depuis le Westphalien inférieur jusqu'au Permien.

Entre *Clepsydropsis* et *Ankyropteris,* nous relevons deux différences importantes :

1° Chez *Clepsydropsis,* l'arc ligneux externe, qui ferme la boucle périphérique, c'est-à-dire le filament, est épais et ne représente qu'une seule sortie ; chez *Ankyropteris,* le filament est mince et représente en général plusieurs sorties accumulées à la file.

2° Chez *Clepsydropsis,* les renflements récepteurs interviennent seuls dans l'émission de la pièce sortante. Chez *Ankyropteris,* les antennes ou à leur défaut les extrémités de l'apolaire médiane fournissent toute la région centrale de la pièce sortante ; les renflements récepteurs perdent de leur importance.

Les autres différences : nature des régions polaires, perte du plan de symétrie accessoire, différenciation plus accusée de toutes les régions de la trace foliaire, s'expliquent aisément comme pour les autres séries de Zygoptéridées, dérivées de *Clepsydropsis,* et nous ne jugeons pas utile d'y insister davantage.

Sans entrer dans de grands détails, il est clair que l'on peut faire dériver les *Ankyropteris* des *Clepsydropsis* par un processus analogue à celui qui nous a conduit des *Clepsydropsis* aux *Metaclepsydropsis* et aux *Zygopteris.* Il suffit d'imaginer que dans la trace foliaire des *Clepsydropsis,* l'apolaire médiane s'allonge un peu, que les régions réceptrices se développent de plus en plus, puis se différencient en antennes et renflements récepteurs ; les boucles périphériques permanentes subsistent, mais s'allongent dans le sens vertical ; les filaments s'amincissent et des contacts pourront s'établir entre eux et les antennes. A un moment quelconque, le plan de symétrie accessoire pourra disparaître. Nous réaliserons ainsi progressivement tous les caractères de la trace foliaire des *Ankyropteris.*

Il est à peu près impossible actuellement de dire quelle est la plus primitive des trois espèces d'*Ankyropteris* que nous avons étudiées. Nous rappellerons que ce genre a compté probablement un très grand nombre d'espèces.

5. *Résultats de la comparaison du genre Ankyropteris aux autres Zygoptéridées.*

1° Les *Ankyropteris* sont dérivés des *Clepsydropsis ;* malheureusement la série : *Clepsydropsis — Ankyropteris* offre des lacunes assez considérables ; elle est parallèle en quelque sorte à la série : *Clepsydropsis — Etapteris* et à la série : *Clepsydropsis — Zygopteris*. Très différente de la série I, elle présente de grandes ressemblances avec la série II et les caractères communs établissent d'une façon définitive que les *Ankyropteris* font partie de la famille des Zygoptéridées.

2° Les *Asterochlœna* sont, de toutes les Zygoptéridées, actuellement connues, celles qui se rattachent peut-être le plus étroitement aux *Ankyropteris*. Toute réduction faite, les deux genres diffèrent l'un de l'autre parce que leurs apolaires médianes sont courbées en sens inverse. Nous placerons donc ces deux genres au voisinage immédiat l'un de l'autre, sinon dans une même série dérivée des *Clepsydropsis*. Nous aurons ainsi :

Série IV : *Clepsydropsis — Asterochlœna.*

Série IVbis : *Clepsydropsis — Ankyropteris.*

CHAPITRE V

Du genre ANKYROPTERIS au genre STAUROPTERIS.

SOMMAIRE. — 1. Lecture de la trace foliaire de *S. oldhamia*, en partant de celle d'*A. westphaliensis*. — 2. Objection touchant le mode d'émission des pièces sortantes. — 3. Objection touchant l'absence d'apolaire médiane chez *S. oldhamia*. — 4. Objection touchant la nature des pôles ligneux. — 5. Objection touchant l'orientation des demi-pièces sortantes par rapport à la pièce mère. — 6. Résumé.

1. *Lecture de la trace foliaire de* S. OLDHAMIA, *en partant de celle d'*A. WESTPHALIENSIS.

Nous sommes maintenant en possession des éléments nécessaires pour apprécier la position systématique du genre *Stauropteris*. Nous allons tenter d'abord de comparer la trace foliaire du *Stauropteris oldhamia* à la variété de la trace zygoptéridienne, qui nous paraît s'en rapprocher le plus, c'est-à-dire à la trace foliaire de l'*Ankyropteris westphaliensis*. Pour plus de commodité, nous laisserons provisoirement de côté l'absence de plan de symétrie accessoire, qui est un caractère particulier aux genres *Ankyropteris* et *Asterochlæna*, mais qui n'influe pas profondément sur leurs relations avec les genres voisins ; puisqu'il suffit de remarquer que la pièce sortante d'*Ankyropteris* est équivalente à deux demi-pièces sortantes de *Zygopteris*.

La comparaison toute simple des frondes de *S. oldhamia* et d'*A. westphaliensis* conduit à dresser le tableau suivant (fig. 24 du texte) :

1° Les quatre pôles fondamentaux intérieurs au bois de *Stauropteris* sont équivalents aux quatre pôles fondamentaux extérieurs au bois d'*Ankyropteris*.

2° Les renflements récepteurs rudimentaires de *Stauropteris* sont équivalents aux renflements récepteurs d'*Ankyropteris;* ils occupent en effet la même position en arrière des pôles.

3° Le renflement récepteur de *Stauropteris* ne joue qu'un rôle secondaire dans l'élaboration des pièces sortantes; la région réparatrice de la masse ligneuse n'étant pas le renflement récepteur ne peut être que l'antenne. *Les quatre massifs ligneux de la fronde de* S. oldhamia *représentent donc chacun une antenne terminée par un renflement récepteur rudimentaire.*

4° Il n'y a pas chez *Stauropteris* d'apolaire médiane comparable à celle des Zygoptéridées.

5° Les deux maxima libériens médians avec gros tubes criblés de *Stauropteris* sont équivalents à ceux des Zygoptéridées.

6° Les deux sorties hâtives émises par la pièce sortante de *S. oldhamia* sont équivalentes aux deux sorties hâtives émises par celle d'*A. westphaliensis*, qui occupent d'ailleurs une situation semblable sur la fronde. Mais chez le premier la pièce sortante se coupe en deux demi-pièces et chez le second elle demeure indivise, en raison de l'absence de plan de symétrie accessoire (1).

Telle est l'interprétation de la trace foliaire des *Stauropteris* à laquelle nous sommes arrivé, après avoir étudié les principaux types de frondes de Zygoptéridées. Cette interprétation, étayée sur les résultats obtenus précédemment et sur les fig. 23 et 24 du texte, pourrait être acceptée sans autre discussion. Néanmoins nous croyons utile d'examiner diverses objections qui pourraient être présentées contre les identifi-

---

(1) Chez *Etapteris tubicaulis, Diplolabis Römeri, Metaclepsydropsis duplex,* on observe que chaque demi-pièce sortante, encore à l'intérieur du rachis primaire, émet une ramification sur son côté externe, c'est-à-dire sur son côté libre ; il y a donc très tôt insertion d'un rachis tertiaire, qui est anatomiquement l'homologue de l'aphlebia d'*Ankyropteris* et qui sera peut-être lui-même une aphlebia.

cations données ci-dessus. Ces objections porteront sur quatre points principaux :

1° Mode d'émission de la pièce sortante; rôle des différentes parties de la trace foliaire dans cette émission.

2° Absence d'apolaire médiane dans la trace foliaire de *S. oldhamia*.

3° Nature des pôles ligneux.

4° Orientation des demi-pièces sortantes par rapport à la pièce mère.

2. *Objection touchant le mode d'émission des pièces sortantes.*

Première objection. — *S. oldhamia* diffère d'*A. westphaliensis* parce que la pièce sortante s'attache sur toute la largeur de la masse ligneuse d'un pôle à l'autre, au lieu de n'occuper que la base de l'antenne. Qu'est-ce qui prouve que les antennes et les renflements récepteurs de *S. oldhamia* sont bien équivalents aux régions de même nom de la trace zygoptéridienne ?

Si les identifications proposées sont exactes, l'antenne de *S. oldhamia* serait réceptrice sur toute sa hauteur, depuis le pôle fondamental jusqu'à sa base. Ce phénomène n'a rien que de très naturel ; il n'est pas nouveau en lui-même, puisqu'il constitue l'un des caractères essentiels de la fronde d'*A. Williamsoni* : chez celui-ci la pièce sortante, d'ailleurs très semblable à celle d'*A. westphaliensis*, occupe précisément toute la largeur de la pièce mère d'un pôle à l'autre ; le filament est entraîné tout entier par la sortie et doit être réparé après chaque nouvelle émission. Tout réside précisément dans ce fait que l'antenne joue un rôle réparateur de plus en plus important :

Chez *A. corrugata*, l'antenne reste inactive, comme chez les autres genres de Zygoptéridées.

Chez *A. westphaliensis*, la base de l'antenne antérieure seule devient réparatrice.

Chez *A. Williamsoni*, les deux antennes, représentées en l'espèce par l'extrémité de l'apolaire médiane, sont réparatrices sur toute leur hauteur.

Il en est de même chez *S. oldhamia*, qui nous apparaît ainsi comme l'aboutissement logique des déformations de la trace zygoptéridienne, commencées chez les *Ankyropteris*.

Nous avons dit au chapitre précédent : *A. westphaliensis* a élargi notre conception de l'organe récepteur en nous apprenant que les deux régions de cet organe peuvent être toutes les deux réparatrices ; nous ajouterons : *S. oldhamia* nous apprend à son tour que l'antenne peut exercer la fonction réparatrice à l'exclusion presque complète du renflement récepteur (fig. 24 du texte).

Quant à ce dernier, bien que son intervention dans l'élaboration de la sortie soit extrêmement réduite chez *S. oldhamia*, il n'en est pas moins comparable au renflement récepteur des *Diplotabis*, des *Zygopteris* et des *Ankyropteris*. Nous avons remarqué au chapitre II, de notre étude sur *Stauropteris*, que les renflements récepteurs sont surtout bien marqués lors de la formation du premier pôle de la sortie (1re phase) : ils sont à ce moment saillants et pointus ; quand la sortie est plus avancée (4e phase), ils s'arrondissent et s'effacent. Si nous examinons maintenant une section transversale de *Diplotabis forensis* ou de *D. Römeri* (fig. 18 du texte), nous voyons qu'à droite où la sortie débute, les renflements récepteurs, gros et arrondis, dessinent une saillie assez forte par rapport à la direction générale de l'antenne ; au contraire, à gauche où la sortie vient justement d'être libérée, ils s'effacent presque complètement ; ils prolongent l'antenne au lieu de former une région distincte (1). Il faut convenir que cette espèce de dégonflement des renflements récepteurs, consé-

(1) Ces observations sont en accord avec le rôle physiologique, que nous attribuons au renflement récepteur : réservoir d'eau placé à la base des rachis secondaires.

cutif à la sortie, rappelle d'une façon très significative ce qui se passe chez *S. oldhamia*.

Les renflements récepteurs de *S. oldhamia*, par leur forme pointue, ressemblent peut-être davantage à ceux d'*A. Williamsoni*. Ceux-ci présentent du reste des variations du même genre, mais moins sensibles que chez *D. forensis* (voir fig. 67, pl. IX).

Conclusion : Renflements récepteurs et antennes occupent chez *S. oldhamia* une situation analogue à celle des régions de même nom chez *Ankyropteris* et *Diplolabis;* ils remplissent des fonctions tout à fait comparables. L'équivalence de ces régions est donc probable.

3. *Objection touchant l'absence d'apolaire médiane chez* S. OLDHAMIA.

Deuxième objection. — L'absence d'une des régions de la trace zygoptéridienne, à savoir de l'apolaire médiane, chez *S. oldhamia*, doit faire mettre en doute les homologations proposées pour toutes les autres parties.

L'apolaire médiane n'est pas une région essentielle de la trace zygoptéridienne ; elle joue un rôle assurément moins important, que les organes récepteurs ; elle est d'ailleurs très variable comme forme et comme dimensions. Ces variations de l'apolaire médiane sont pour nous chose courante ; nous savons qu'elles peuvent se produire à l'intérieur d'une même série. Chez *Metaclepsydropsis duplex* par exemple, l'apolaire médiane tend à se couper en deux et à disparaître au profit des organes récepteurs ; chez *D. Römeri*, où les antennes sont très développées, l'apolaire médiane est encore très réduite ; enfin chez *Z. primaria*, apolaire médiane et antennes sont très développées.

A ce point de vue, *S. oldhamia* se rapprocherait davantage des *Metaclepsydropsis* et des *Diplolabis*. En effet sur les rachis de premier ordre, on peut dire que l'apolaire médiane n'existe pas : et sur les rachis à bois plein, on peut dire qu'elle est très

réduite ou nulle. C'est là un phénomène de même ordre que chez *Metaclepsydropsis* et *Diplolabis* : les régions réceptrices deviennent franchement prépondérantes sur l'apolaire médiane et la masse ligneuse de la fronde a tendance à se couper en deux ou en quatre. La ressemblance des traces foliaires de *Diplolabis* et de *Stauropteris*, due à leur forme en X, a déjà été signalée par M. H. Potonié (23). Elle serait encore plus grande, si l'apolaire médiane du *Diplolabis* se coupait en quatre, comme chez *Stauropteris*. Toutefois la forme des antennes est différente de part et d'autre. Tandis que les antennes des *Diplolabis* sont à peu près rectilignes, celles de *Stauropteris* sont nettement arquées et rappellent très nettement celles des *Ankyropteris*, avec leurs renflements récep-

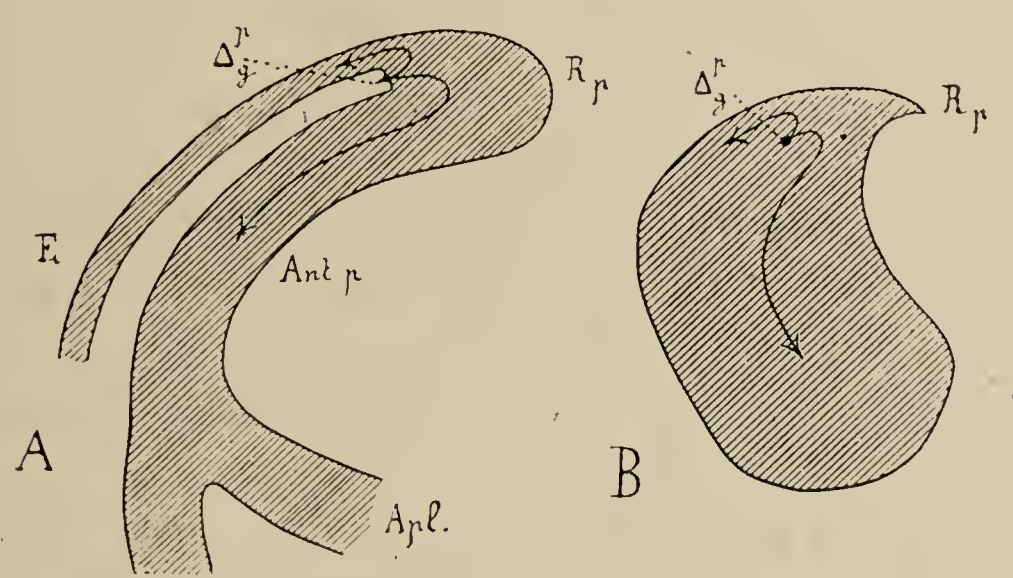


FIG. 24. — Comparaison de l'organe récepteur chez *A. westphaliensis* (A) et *S. oldhamia* (B).

R_p, renflement récepteur postérieur.
Ant.p, antenne postérieure.
Apl., apolaire médiane.
Fi, filament.
Δ_g^p, pôle fondamental postérieur gauche.

Les flèches représentent les deux lignes principales de différenciation ligneuse, qui partent en divergeant du pôle fondamental.

teurs rejetés en arrière, et tendant à venir se toucher sur l'axe de symétrie principal. Il y a là un nouveau caractère commun aux deux derniers genres : on ne peut qu'être frappé en effet de la similitude de forme qui existe entre les antennes d'*A. westphaliensis* et les massifs ligneux des rachis primaires

de *S. oldhamia*, tels que nous les avons décrits au début de notre étude (1re partie, page 22) ; nous avons noté la forme particulière de ces coins ligneux « qui se bombent devant le pôle et se creusent au contraire sous le renflement récepteur en dessinant une sinuosité analogue à celle des antennes d'*A. westphaliensis* » (voir fig. 24 du texte).

A l'inverse de ce qui se passe chez *S. oldhamia*, l'apolaire médiane chez *A Williamsoni* demeure prépondérante, et toutes les parties de la trace foliaire restent fortement unies les unes aux autres. Pourtant par le mode d'émission des sorties, *A. Williamsoni*, se rapproche beaucoup de *S. oldhamia*, comme nous l'avons indiqué ; et nous sommes fondés à regarder l'absence d'apolaire médiane comme un caractère accessoire.

4. *Objection touchant la nature des pôles ligneux.*

Troisième objection. — Les pôles fondamentaux sont intérieurs au bois chez *S. oldhamia* et extérieurs chez *A. westphaliensis ;* le mode de différenciation ligneuse est donc changé et dès lors, toute comparaison ultérieure des deux traces foliaires est sans objet.

L'objection aurait à coup sûr plus de valeur, si nous ne connaissions que les genres *Stauropteris* et *Ankyropteris ;* mais à côté d'*Ankyropteris*, il y a *Zygopteris* et *Etapteris* et les différences qui séparent le premier genre du second ne sont pas plus grandes que celles qui séparent le second des deux derniers. Nous montrerons plus tard, que la différenciation ligneuse n'a pas changé en passant au genre *Stauropteris ;* pour l'instant nous ne nous occuperons que de la nature des pôles.

Les pôles fondamentaux sont placés devant les renflements récepteurs dans tous les genres de Zygoptéridées. Ils sont nettement extérieurs chez *Etapteris*, c'est-à-dire situés tout à fait au bord du bois et contre le liber. Ils sont encore extérieurs chez *Diplolabis* et *Zygopteris ;* mais chez le premier

au moins, les pôles sont périodiquement enfermés à l'intérieur d'une boucle périphérique temporaire, résultant de l'union des deux demi-pièces sortantes sur l'axe de symétrie droite-gauche ; nous dirons cependant qu'ils restent extérieurs, parce qu'il y a toujours du liber devant eux. Chez *Ankyropteris*, la boucle ligneuse périphérique ne s'ouvre jamais ; grâce à un dispositif, que nous avons décrit (2e partie, chap. II), les sorties sont libérées sans interrompre un seul instant la continuité du filament ; et nous avons noté que ceci est un caractère primitif, qui se retrouve chez *Clepsydropsis* et *Asterochlœna*. On peut dire encore, que les pôles sont extérieurs ; on peut dire aussi qu'ils sont en voie de devenir intérieurs au bois, mais qu'une certaine quantité de liber a été emprisonnée avec eux. Si nous imaginons que ce liber interne diminue progressivement jusqu'à disparaître, le filament viendra s'appliquer sur les antennes ; la boucle ligneuse finira par se remplir et les pôles deviendront vraiment intérieurs au bois.

Ce phénomène se produit périodiquement chez *A. Williamsoni ;* les boucles périphériques sont ici beaucoup plus petites que chez *A. westphaliensis ;* à chaque nouvelle rentrée, le liber de la boucle se termine en cul de sac en descendant ; les pôles ligneux deviennent intérieurs au bois, puis s'éteignent. *A. Williamsoni,* constitue donc une transition très nette vers le genre *Stauropteris ;* c'est ce que montre le tableau suivant :

Etapteris : pôles toujours intérieurs sans restriction.

Zygopteris : pôles extérieurs, mais périodiquement enfermés dans une boucle ligneuse périphérique temporaire remplie de liber.

Ankyropteris westphaliensis : pôle extérieurs, mais enfermés dans une boucle périphérique permanente.

A. Williamsoni : pôles, tantôt extérieurs, mais enfermés dans une boucle périphérique, tantôt tout à fait intérieurs.

Stauropteris : pôles toujours intérieurs au bois.

Le phénomène de la fermeture des divergeants ligneux est du reste en étroite relation avec le nouveau mode de réception de la pièce rentrante ; celle-ci en venant s'attacher presque toute entière sur les deux antennes, tout en conservant un léger contact avec les renflements récepteurs, enferme normalement les pôles trachéens à l'intérieur du bois.

En somme, tous les caractères nouveaux relevés jusqu'ici chez les *Stauropteris* existaient déjà en germe chez les *Ankyropteris* et d'une façon plus générale dans les trois grandes séries parallèles :

I. *Clepsydropsis — Etapteris.*

II. *Clepsydropsis — Zygopteris.*

IVbis. *Clepsydropsis — Ankyropteris.*

En passant de l'une à l'autre de ces séries, nous voyons un certain nombre de caractères apparaître, se développer, s'amplifier, en sorte qu'il n'y a plus qu'à les exagérer légèrement pour réaliser la trace foliaire du *Stauropteris*.

Nous avons établi, que les trois séries de Zygoptéridées, rappelées ci-dessus ne sont pas dérivées les unes des autres (1) ; ce sont des séries parallèles, qu'on peut faire toutes remonter au *Clepsydropsis antiqua*. Chacune a pour point de départ une déformation initiale de la trace foliaire du *Clepsydropsis*, ou plutôt un ensemble de déformations, caractéristiques de la série à laquelle elles appartiennent. Nous avons donc trois ensembles de déformations ; mais ces trois ensembles ne sont pas isolés les uns des autres ; ils sont tous fonctions de l'un d'entre eux. Cela signifie, qu'en répétant convenablement ces déformations sur un terme quelconque de la série I, on peut passer *latéralement* aux termes correspondants de la série II et de la série IVbis et les termes ainsi obtenus consti-

(1) Nous voulons dire par là que les termes les plus différenciés de chaque série ne sont pas dérivés directement de ceux de la série voisine. Les termes les plus inférieurs peuvent, bien entendu, être communs à plusieurs séries.

tuent eux-mêmes *une série* de formes très semblables entre elles, bien qu'en réalité non dérivées les unes des autres. Nous dirons, qu'il n'y pas là dérivation vraie, mais *dérivation latérale*, ou *fausse dérivation*. Nous rappellerons, par exemple, la similitude qui existe entre les traces foliaires d'*E. diupsilon*, *Z. primaria* et *A. westphaliensis*, caractérisées toutes trois par une apolaire médiane très longue et des organes récepteurs très différenciés, la similitude qui existe entre les traces de *M. duplex* et d'*A. Williamsoni*, entre les traces d'*E. Tubicaulis* et de *D. Römeri*, etc. Les lacunes, parfois très considérables, que l'on rencontre en paléobotanique, conduisent presque toujours à placer côte à côte dans une même série des types appartenant en réalité à des séries parallèles. Pour préciser cette notion de dérivation latérale, énonçons brièvement les caractéristiques de nos trois séries de Zygoptéridées (voir fig. 23 du texte, p. 156) :

Dans la série I, les pôles ligneux, tout à fait extérieurs au bois, s'écartent peu de l'axe de symétrie droite-gauche;
les renflements récepteurs sont très développés,
mais les antennes sont extrêmement réduites.

Dans la série II, les pôles s'écartent beaucoup de l'axe de symétrie-droite gauche ; ils sont encore extérieurs, mais périodiquement enfermés dans une boucle périphérique temporaire ;
les renflements récepteurs sont courts, mais saillants ;
les antennes deviennent très longues et très épaisses, mais ne collaborent pas à la sortie.

Dans la série IVbis, les pôles toujours, écartés de l'axe de symétrie droite-gauche, sont enfermés dans une boucle périphérique permanente ;
les renflements récepteurs sont très effacés
et les antennes très développées, prennent une part active à l'élaboration de la sortie.

Continuons notre tableau par une série V, qui exagèrera les caractères de la série IVbis (fig. 24 du texte, p. 169).

Dans la série V, les pôles, écartés de l'axe de symétrie droite-gauche, sont toujours intérieurs au bois ;
les renflements récepteurs sont rudimentaires et inactifs;
les antennes élaborent à elles seules les pièces sortantes.

Les caractères, qui définissent la série V, sont précisément ceux du *Stauropteris oldhamia* et ils dérivent des caractères de la série I par une transformation progressive à travers les séries II et IVbis. Nous estimons que le tableau ci-dessus montre : 1° que le genre *Stauropteris* a de grandes affinités avec les Zygoptéridées et en particulier avec le genre *Ankyropteris* ; 2° que ce genre constitue une nouvelle série, dérivée des *Clepsydropsis, parallèlement* aux séries I, II et IVbis.

Il nous reste une dernière objection à examiner.

5. *Objection touchant l'orientation des demi-pièces sortantes par rapport à la pièce mère.*

Quatrième objection. — Chez *Stauropteris oldhamia,* les demi-pièces sortantes sont *parallèles* à la pièce mère ; elles sont *identiques* à elle ; elles n'offrent *pas trace de réduction de leur face antérieure.*

C'est là, croyons-nous, la différence la plus importante, que nous ayons relevée jusqu'ici entre la trace foliaire des *Stauropteris* et celle des autres Zygoptéridées. Le changement, que nous observons dans l'orientation des pièces sortantes, est en effet un phénomène entièrement nouveau, il ne se retrouve pas en préparation chez *Ankyropteris;* il se produit brusquement dans la série *Clepsydropsis — Stauropteris,* sans que rien l'ait fait prévoir dans les autres séries.

Nous avons déjà eu à nous servir plusieurs fois des deux règles, qui président aux rapports entre un rachis foliaire et ses ramifications ; nous avons énoncé ces règles au chapitre III de notre étude sur l'*Ankyropteris westphaliensis* (1) ; nous avons remarqué alors que les Zygoptéridées constituaient les

(1) Voir page 87.

seules véritables exceptions à notre première règle : leurs rachis secondaires se ramifient en effet *perpendiculairement* au rachis primaire et non *parallèlement* ; la surface de symétrie des rachis secondaires passe *par le rachis primaire* et non pas *par le stipe*. Cette anomalie est caractéristique de toute la famille et il est surprenant de ne pas la retrouver chez *Stauropteris*.

Pour bien apprécier la valeur et la signification de cette différence, nous allons essayer de réaliser une trace foliaire semblable à celle du *Stauropteris oldhamia*, en partant de la trace du *Clepsydropsis antiqua*. Nous savons que la masse ligneuse du *C. antiqua* est compacte ; légèrement étranglée en son milieu, elle se termine par deux boucles périphériques, allongées suivant l'axe de symétrie droite-gauche. Nous supposerons d'abord, que chaque boucle périphérique se déforme de manière à s'allonger verticalement et que les trachées primitivement disséminées sur tout son pourtour, se localisent en deux points symétriquement placés par rapport à l'axe de symétrie droite-gauche. Nous avons vu qu'une transformation analogue était nécessaire pour passer du *C. antiqua*, soit aux *Metaclepsydropsis*, soit aux *Ankyropteris ;* et ceci nous autorise à l'employer également pour passer aux *Stauropteris*.

De même, nous avons le droit d'imaginer, que le tissu, qui remplit les boucles périphériques, disparaît complètement, de sorte que les pôles deviennent tout à fait intérieurs au bois, puisque nous avons rencontré un phénomène analogue chez *A. Williamsoni*.

Enfin nous pouvons supposer, que les régions réparatrices de la masse ligneuse deviennent prépondérantes sur la région centrale et au besoin, que la masse ligneuse se divise en quatre massifs. Nous avons montré, que ce sont là des variations d'importance secondaire, susceptibles de se produire sur plusieurs types zygoptéridiens.

Toutes les transformations que nous faisons subir ainsi à la trace du *C. antiqua*, sont parfaitement logiques ; elles sont

absolument conformes à tout ce que nous avons observé chez les Zygoptéridées. Aussi une trace foliaire comme celle que nous imaginons, est non seulement possible, mais même elle a très probablement existé ; ou du moins des formes analogues ont existé ; si nous ne les connaissons pas, c'est que les lacunes de la série *Clepsydropsis — Stauropteris* sont encore plus considérables que celles de la série *Clepsydropsis — Ankyropteris*.

Or notre trace foliaire hypothétique est à peu près identique à celle du *Stauropteris oldhamia* : La structure des quatre massifs ligneux est pareille ; les pôles sont intérieurs au bois ; la pièce sortante est émise de la même façon : elle s'étend sur toute la largeur de la masse ligneuse d'un pôle à l'autre.

Mais cette pièce sortante a conservé le caractère initial des Clepsydropsis, c'est-à-dire qu'elle est tournée de 90° *par rapport à la pièce mère, et qu'elle a subi une contraction de sa face antérieure ;* elle se divise en deux demi-pièces par dichotomie, puisque nous avons supposé, qu'il n'y avait pas eu perte du plan de symétrie accessoire. Chaque demi-pièce est une masse ovale, légèrement courbée, à concavité tournée vers la pièce mère et pourvue d'un pôle intérieur au bois à chacune de ses extrémités. Ces deux pôles représentent les pôles fondamentaux postérieurs ; les pôles fondamentaux antérieurs n'existent pas ou demeurent inactifs.

Bref, nous avons réalisé en partant du *C. antiqua*, un type intermédiaire, qui offre tous les caractères du *S. oldhamia*, mais qui en diffère par l'orientation et la structure des pièces sortantes. D'autre part, cette orientation et cette structure des pièces sortantes sont telles, que si cette plante existait, on la classerait sans aucun doute à côté des *Ankyropteris ;* on la regarderait comme un *Ankyropteris* ayant conservé ses deux plans de symétrie, et un peu plus différencié qu'*A. Williamsoni*.

Nous avions donc raison de dire que de toutes les différences relevées entre *S. oldhamia* et les autres Zygoptéridées,

il n'en est qu'une qui soit réellement importante, c'est le changement d'orientation, que nous avons constaté sur les sorties. Ce phénomène est très difficile à expliquer d'une manière satisfaisante. Néanmoins nous allons proposer l'hypothèse qui nous paraît la plus vraisemblable, tout en ne nous dissimulant pas qu'on peut y faire des objections sérieuses.

Reprenons l'examen de la sortie chez quelques types de Zygoptéridées comme *Metaclepsydropsis, Etapteris, Ankyropteris ;* si nous y regardons de très près, nous voyons et nous pensons déjà l'avoir fait remarquer, qu'en réalité les demi-pièces sortantes des Zygoptéridées naissent parallèlement à la pièce mère (voir fig. 20 du texte, p. 142), c'est-à-dire conformément à la 1re règle, que nous rappelions à la page 174. Si les rachis secondaires ne sont pas parallèles au rachis support, c'est que postérieurement à leur formation, les demi-pièces sortantes ont tourné de 90°. Nous avons assisté à cette rotation chez *Metaclepsydropsis* et *Etapteris,* et aussi chez *Ankyropteris corrugata*. Chez *A. vestphaliensis* et *A. Williamsoni,* le phénomène est beaucoup plus compliqué : la majeure partie de la pièce sortante est fournie directement par les antennes ; elle ne subit pas de rotation ; elle est donc née toute tournée de 90°. Seules ses extrémités, nées parallèlement à la pièce mère, subissent une rotation effective de 90° ; ce sont elles qui impriment à tout l'ensemble leur orientation propre.

Chez *Stauropteris* enfin, le rôle des renflements récepteurs est à peu près nul ; la pièce sortante toute entière est fournie par les antennes et ne subit aucune rotation. Si *Stauropteris* obéissait à ses tendances ancestrales, c'est-à-dire était fidèle à ses liens de parenté avec *Clepsydropsis* et *Ankyropteris,* nous arriverions à ce résultat : une pièce sortante née toute tournée de 90°, ou mieux : une pièce sortante, née *parallèlement* à la pièce mère et se ramifiant *perpendiculairement* à elle. L'anomalie des Zygoptéridées atteindrait ici son maximum ; nous aurions précisément devant nous le type hypothétique que

nous imaginions tout à l'heure, et nous n'hésiterions pas un instant à dire que ce type appartient à la famille des Zygoptéridées.

Ceci nous conduit à admettre qu'une autre tendance a agi également sur le *Stauropteris*, c'est la tendance à l'*édification parallèle*, c'est-à-dire à suivre notre première règle. On peut dire que cette tendance se manifeste déjà sur les rachis secondaires des Zygoptéridées : les rachis tertiaires ne subissent pas une rotation bien nette ; dans quelques cas, chez *Ankyropteris* justement et chez *Clepsydropsis*, ils paraissent plutôt parallèles au rachis secondaire qui les porte. D'autre part, les frondes des Anachoroptéridées et des Botryoptéridées que l'on peut considérer comme dérivées des Zygoptéridées, suivent rigoureusement dans toutes leurs parties la règle de l'édification parallèle.

Il ne faut donc pas nous étonner, si, en passant des *Ankyropteris* aux *Stauropteris*, nous voyons brusquement la pièce sortante devenir parallèle à la pièce mère. Elle naît parallèle à cette pièce mère et ne subissant pas de rotation, ses deux moitiés ne peuvent que conserver l'orientation initiale ; et par suite, rien ne les empêche de régénérer quatre pôles fondamentaux et de devenir identiques à la pièce mère. La réduction de la face antérieure de la pièce sortante ou des demi-pièces, que nous avons observée chez *Etapteris*, *Diplolabis*, *Ankyropteris*, etc., nous apparaît alors comme une conséquence de la rotation de 90°.

Mais nous devons aller plus loin, et nous nous demanderons si ce que nous avons appelé *anomalie* chez les Zygoptéridées par opposition avec ce que nous connaissons chez les plantes actuelles, n'est pas en réalité un phénomène normal, si c'est un caractère acquis au cours de la vie de cette famille, ou si ce n'est pas plutôt un caractère primordial, existant nécessairement dès l'apparition de la première Zygoptéridée à la surface du globe. Nous verrons effectivement que les Zygoptéridées sont probablement dérivées elles-mêmes de plantes possédant dès l'origine dans leurs frondes ce caractère très

étrange de l'*édification rectangulaire* et que nous énoncerons ainsi : *Les rachis d'ordre n + 1 de la fronde sont orientés à angle droit sur le rachis d'ordre n, qui les porte,*

ou encore : *Les rachis d'ordre n + 1 se ramifient perpendiculairement au rachis d'ordre n, qui les porte.*

Pour passer de ce type ancien d'appendice aux types de frondes et de feuilles que nous connaissons actuellement dans tout le règne végétal, il faut admettre que de très bonne heure la fronde des Zygoptéridées tendait à modifier sa structure de manière à acquérir une forme mieux appropriée aux exigences physiologiques de ce membre. Pour atteindre ce résultat, il fallait deux choses : 1° la perte du plan de symétrie accessoire ; 2° une édification parallèle de toutes les parties de la fronde leur permettant de s'étaler dans un même plan. C'est ce dernier phénomène que nous trouvons réalisé chez *Stauropteris*, mais *les deux sorties hâtives, qui s'échappent vers la face antérieure et vers la face postérieure de la fronde, restent là pour affirmer que la pièce sortante de S. oldhamia est bien primitivement équivalente à celle d'Ankyropteris westphaliensis.*

Nous reprendrons dans la quatrième partie de notre travail ces intéressantes considérations sur la fronde des Zygoptéridées, qui méritent d'être approfondies, malgré le côté hypothétique qu'elles renferment.

6. *Résumé.*

En résumé, les identifications que nous avons proposées au début de ce chapitre ont été pleinement justifiées par la discussion de nos trois premières objections. Nous avons pu poursuivre la comparaison des traces foliaires d'*A. westphaliensis* et de *S. oldhamia* jusque dans les plus petits détails, et cela sans avoir besoin de faire appel à de nouvelles hypothèses, sauf en ce qui concerne l'orientation des pièces sortantes. Nous nous sommes seulement appuyés sur les mêmes principes, qui nous avaient servi pour passer du genre *Etap-*

teris aux genres *Diplolabis* et *Zygopteris*, et de ces derniers au genre *Ankyropteris*, et c'est en achevant d'en tirer toutes les conséquences, que nous avons pu passer au genre *Stauropteris*. Chemin faisant, nous avons trouvé aussi des ressemblances suggestives entre les *Stauropteris* et d'autres Zygoptéridées, comme *Metaclepsydropsis* et *Diplolabis*.

Nous avons constaté que la trace foliaire du *S. oldhamia* possède (page 164) :

4 pôles fondamentaux,

4 organes récepteurs constitués comme ceux d'*Ankyropteris*,

4 files de pièces latérales, caractère essentiellement zygoptéridien.

2 aphlebia pour chaque paire de pièces latérales.

Ajoutons que certains caractères de la fronde des *Stauropteris* nous autorisent à penser qu'au voisinage du stipe, la trace foliaire prend la forme d'une masse ligneuse ovale bipolaire (*stade clepsydroïde*) suivant en cela l'exemple des traces foliaires d'*Asterochlœna* et d'*Ankyropteris* (voir p. 48).

Le genre *Stauropteris* fait donc partie de la famille des Zygoptéridées au même titre que le genre *Ankyropteris*. C'est à côté de ce genre et dans une série parallèle, qu'il semble devoir se placer. Les *Stauropteris* sont probablement dérivés des *Clepsydropsis* par l'intermédiaire de formes semblables aux *Ankyropteris* et peut-être même aux *Metaclepsydropsis*. Toutefois à cause du caractère très particulier de l'orientation de leurs pièces sortantes, il convient de les laisser un peu à l'écart des autres séries, au moins provisoirement, en attendant la découverte de types qui les rattachent plus étroitement aux *Clepsydropsis*.

CHAPITRE VI.

Autres genres de ZYGOPTÉRIDÉES. La série : DIPLOLABIS — GYROPTERIS — TUBICAULIS. Le genre DINEURON.

1. *La fronde du* Gyropteris sinuosa.

La famille des Zygoptéridées comprend encore les genres *Gyropteris, Tubicaulis* et *Dineuron*. Nous croyons utile de les décrire ici brièvement afin de donner une idée aussi complète que possible de la famille. Les deux premiers constituent la série III, que nous avions passée sous silence et qui s'attache sur la série II au niveau des *Diplolabis*.

Le genre *Gyropteris* a été créé par Corda (14) pour quelques pétioles provenant des sphérosidérites de Radnitz; ces pétioles, comme on peut s'en assurer sur les figures publiées en 1845 par Corda, et comme nous avons pu le vérifier nous-même sur les originaux conservés au Böhmisches Museum de Prague, *sont des fragments de rachis de Psaronius*. Sur la section transversale, on aperçoit en général l'extrémité d'une lame ligneuse recourbée en crosse, à la face interne de laquelle on trouverait certainement des groupes trachéens ; cette crosse représente l'un des demi-arcs antérieurs d'une trace foliaire de *Psaronius*.

En 1857, Gœppert (18) a décrit à son tour sous le nom de *Gyropteris sinuosa*, un pétiole trouvé dans le calcaire carbonifère de Glätzisch-Falkenberg ; la description de Gœppert et ses figures, très imparfaites, pouvaient laisser supposer qu'il s'agissait là encore d'une fronde de *Psaronius*, mal conservée et incomplète. Aussi fûmes-nous fort surpris en étudiant l'échantillon original, conservé au Musée de Breslau, de constater que le *Gyropteris sinuosa* était une Zygoptéridée,

possédant une structure tout à fait inattendue, et permettant de réunir également à la même famille, le genre *Tubicaulis*, qui en avait été séparé par tous les auteurs depuis Corda.

Le nom de *Gyropteris* ne pouvait pas continuer à désigner les pétioles de *Psaronius* décrits par Corda ; nous avons pensé qu'il n'y avait aucun inconvénient à le conserver pour désigner la nouvelle Zygoptéridée, découverte par Gœppert.

D'autres rachis de *G. sinuosa*, plus ou moins déformés, mais parfaitement déterminables, ont depuis lors été retrouvés par M. de Solms-Laubach, dans les fouilles qu'il a faites à Falkenkerg (35).

Les pétioles de *G. sinuosa* doivent être comptés parmi les gros pétioles de Zygoptéridées. Le diamètre de l'échantillon de Gœppert était, du vivant de la plante, certainement supérieur à ce qu'il est actuellement (18 mm.), car un large lambeau superficiel a été découpé longitudinalement et a pénétré profondément à l'intérieur du rachis (fig. 3, pl. I). L'objet tout entier s'est contracté ensuite de manière à boucher complètement la brèche résultant de cet accident. Par ses dimensions, le *G. sinuosa* se place à côté des gros pétioles de *D. Römeri*, de *M. duplex*, d'*E. diupsilon*.

La surface, c'est-à-dire l'épiderme et le tissu assimilateur sous-jacent manquent. La gaîne mécanique sclérifiée a seule été conservée (*tf. s.*, fig. 98, pl. XIV) ; elle formait une couche continue tout autour de l'organe et était composée de cellules de plus en plus grandes à mesure qu'on s'avance vers l'intérieur. Ce tissu est très semblable à celui que nous avons trouvé chez *Diplolabis*, *Ankyropteris*, etc. Le tissu fondamental à parois minces (*t. f.*, fig. 100) est en grande partie détruit, le liber également. Sur l'échantillon de Gœppert, le bois a été rejeté à droite vers la face inférieure du rachis, tout contre la gaîne mécanique ; il n'est cependant que très peu déformé ; sa conservation est excellente, comme le montrent les photographies que nous publions (fig. 98 à 101, pl. XIV).

Le bois constitue une bande très longue et ondulée, d'où la qualification de *sinuosa*, proposée par Gœppert. La partie

centrale tourne sa concavité vers le stipe ; elle se prolonge par deux régions infléchies et dirigées vers la face postérieure de la fronde ; enfin les extrémités sont constituées par deux crochets, qui de nouveau sont tournés vers le stipe (fig. 98).

Ce que nous savons des Zygoptéridées nous permet de lire très rapidement cette trace foliaire. La région centrale, légèrement courbée, est une *apolaire médiane, Apl.*, excessivement longue ; elle occupe à elle seule la moitié ou les deux tiers de la longueur totale de la lame ligneuse. Aux extrémités de l'apolaire médiane et à sa face antérieure, on observe deux crochets tournés en dehors ; ce sont des *organes récepteurs antérieurs rudimentaires*, R_a (fig. 99 et 100).

Les régions de la lame ligneuse dirigées vers la face postérieure de la fronde sont des *organes récepteurs postérieurs ;* ils comprennent chacun une *antenne, Ant. p*, placée très exactement dans le prolongement de l'apolaire médiane et de la même épaisseur qu'elle, et un *renflement récepteur*, R_p, constitué par le crochet terminal tourné vers le stipe. Chaque renflement récepteur est pourvu d'un pôle ligneux, Δ_d^p (fig. 101), situé à sa face interne et donne naissance latéralement à une série de pièces sortantes, S.

Les organes récepteurs antérieurs sont au contraire manifestement inactifs, bien que pourvus eux aussi de trachées, Δ_d^a (fig. 101). Il est même possible que l'on trouve des trachées sur toute la bordure antérieure de l'antenne entre le pôle fondamental actif et le pôle fondamental inactif (fig. 101).

Les vaisseaux scalariformes, qui composent la lame ligneuse, sont alignés d'une façon très régulière perpendiculairement à sa direction générale.

A première vue, l'antenne et le renflement récepteur postérieurs du *Gyropteris sinuosa* ressemblent étonnamment aux antennes et aux renflements récepteurs des *Diplolabis*. (Comparer les fig. 96 et 97 à la fig. 101).

La lame ligneuse rappelle également beaucoup dans son ensemble la pièce sortante des *Metaclepsydropsis* ou celle des *Diplolabis*, avant sa subdivision en deux demi-pièces. Le

nombre des pôles, leur situation sont pareils de part et d'autre (voir : S_p, S_a, fig. 90, pl. XIII).

Enfin, si nous examinons la pièce sortante de *G. sinuosa* (S_d, fig. 101), nous voyons qu'elle est presque identique à une demi-pièce sortante de *Metaclepsydropsis* ou de *Diplolabis ;* c'est en effet un arc ligneux à concavité tournée vers la pièce mère, épaissi dans sa région centrale ; il présente une saillie à sa face antérieure et se termine par deux crochets. La petite saillie, située au fond de la concavité de l'arc ligneux, représente évidemment comme chez *Metaclepsydropsis* deux organes récepteurs antérieurs rudimentaires ; les deux crochets représentent les deux renflements récepteurs postérieurs.

La pièce sortante de *G. sinuosa* est tournée de 90° par rapport à la pièce mère ; elle est fournie seulement par le renflement récepteur postérieur. C'est pourquoi nous dirons qu'elle est équivalente à une demi-pièce sortante de *Diplolabis*.

L'émission des sorties sur le rachis primaire de *G. sinuosa* est très semblable à ce qu'elle est sur les rachis secondaires de *Metaclepsydropsis* et de *Diplolabis*. Le renflement récepteur bourgeonne latéralement (S_g, fig. 99) et subdivise son pôle fondamental de manière à donner naissance à de petits arcs ligneux à concavité antérieure, qui subissent une rotation de 90° bien marquée. L'analogie entre les fig. 92, 97 et 101 est manifeste.

La réunion du *Gyropteris sinuosa* à la famille des Zygoptéridées nous est imposée en quelque sorte par les faits énoncés ci-dessus. Ce type offre surtout une ressemblance frappante avec les *Diplolabis*, et il est très naturel d'admettre que la trace foliaire du *G. sinuosa* est dérivée d'une trace analogue à celle des *Diplolabis* : la perte du plan de symétrie accessoire aura entraîné l'inactivité des pièces réceptrices antérieures et leur atrophie.

On peut objecter que le *Gyropteris sinuosa* n'est pas une espèce indépendante, que c'est un rachis primaire au voisi-

nage du stipe, ou un rachis secondaire ; nous examinerons donc les quatre hypothèses suivantes :

1° *G. sinuosa* pourrait être un rachis secondaire de *Diplolabis* issu des régions inférieures de la fronde. Cette hypothèse ne peut pas être maintenue : d'une part il y a une trop grande différence entre la masse libéro-ligneuse des rachis secondaires de *Diplolabis* et celle du *G. sinuosa* (courbures, situation des pièces réceptrices antérieures) d'autre part, on ne comprendrait pas que le rachis primaire des *Diplolabis* caractérisé par une apolaire médiane très courte, puisse porter des rachis secondaires, ayant cette même région très développée.

2° *G. sinuosa* pourrait être un rachis primaire de *Diplolabis* au voisinage du stipe. Ceci n'est pas possible non plus. Nous ne connaissons le stipe que chez un petit nombre de Zygoptéridées, chez les *Asterochlœna* et chez les *Ankyropteris ;* sur tous ces exemples, nous constatons que la trace foliaire rentre dans le stipe sous forme d'une clepsydre, c'est-à-dire sous une forme très condensée, rappelant la trace foliaire du *Clepsydropsis ;* la masse ligneuse est ovale et pourvue de deux boucles polaires très petites, dans lesquelles il finit par ne plus rester de tissu à parois minces : les deux pôles d'un même côté ont fusionné en un seul groupe trachéen. L'*Ankyropteris corrugata* nous fournit un bon exemple de ces faits. On observe le même phénomène sur l'*Asteropteris noveboracensis,* décrit par Dawson et qui est peut-être un stipe de *Clepsydropsis* ou de *Metaclepsydropsis.*

Si la rentrée de la trace foliaire dans le stipe s'opère de cette manière chez des Zygoptéridées, comme les *Asterochlœna* et les *Ankyropteris,* privées de leur plan de symétrie accessoire, à plus forte raison chez celles qui ont conservé leurs deux plans de symétrie, la rentrée dans le stipe aura lieu sans contraction de la face antérieure de la trace foliaire. Il est à prévoir que chez *Diplolabis,* au voisinage du stipe, il se produira simplement une condensation de la trace foliaire ; les deux pôles fondamentaux droits seront enfermés dans une

même boucle périphérique, puis fusionneront ; il en sera de même pour les deux pôles gauches. La trace foliaire revêtira donc un aspect tout différent de celle du *Gyropteris*.

D'ailleurs l'atrophie des réceptrices antérieures de *Diplolabis* n'expliquerait pas le développement exagéré de l'apolaire médiane constaté chez *G. sinuosa*. Nous ajouterons qu'il est peu vraisemblable que *G. sinuosa* soit un rachis primaire de Zygoptéridée modifié par le voisinage du stipe, car sur une longueur de 6 à 8 centimètres, ce pétiole parfaitement libre de toute attache, conserve la même structure.

3° Ainsi il est établi que *G. sinuosa* n'est pas une portion de fronde de *Diplolabis*. On est réduit à admettre que *Diplolabis* portait deux sortes de frondes, par exemple : les unes fertiles à structure de *Diplolabis*, les autres stériles à structure de *Gyropteris ;* mais ceci encore est peu vraisemblable, car il existe dans la collection Roche des paquets de rachis de *Diplolabis*, silicifiés dans le même magna, sans qu'on puisse découvrir au milieu d'eux un seul *Gyropteris*.

4° *G. sinuosa* pourrait être un rachis secondaire d'une *Zygoptéridée* autre que *Diplolabis*.

Il faudrait admettre que cette Zygoptéridée hypothétique avait des rachis primaires énormes, surtout si on suppose qu'ils avaient deux plans de symétrie et quatre files de ramifications du calibre de notre *G. sinuosa*. Ceci n'est évidemment pas une objection bien sérieuse. Mais la structure même du *G. sinuosa* semble plaider pour en faire un rachis primaire. En effet, sur les rachis secondaires de toutes les Zygoptéridées que nous avons examinés, nous avons toujours constaté une importante diminution de l'apolaire médiane ; chez *E. Scotti*, qui a une belle apolaire médiane dans son rachis primaire, cette région est réduite à un étranglement de la masse ligneuse sur le rachis secondaire. Il faut nous adresser à *E. Lacattei*, c'est-à-dire à l'un des types les plus différenciés des *Etapteris*, pour trouver un rachis secondaire pourvu d'une apolaire médiane de quelque importance ; encore est-elle moins longue que les deux pièces réceptrices

qui l'accompagnent. Enfin, même chez les *Etapteris*, la chaîne libéro-ligneuse des rachis secondaires porte la marque d'une courbure directe, tandis que celle du *G. sinuosa* a nettement une courbure inverse.

Ceci nous autorise à considérer jusqu'à nouvel ordre le *Gyropteris sinuosa* comme le rachis primaire d'une Zygoptéridée parfaitement caractérisée.

2. *La trace foliaire du* TUBICAULIS SOLENITES.

Le genre *Tubicaulis* est le plus ancien genre connu de la famille des Zygoptéridées. Il fut séparé par Corda (14) du reste de cette famille, parce qu'il avait une trace foliaire en croissant, et non en H ; la ressemblance que cette trace foliaire offrait avec celle des *Anachoropteris*, découverts par Corda dans les sphérosidérites de Radnitz, conduisit la plupart des auteurs à ranger, provisoirement au moins, les *Tubicaulis* dans la famille des Anachoroptéridées.

Malheureusement, tandis que la structure des frondes d'*Anachoropteris* a pu être complètement élucidée, il subsistait toujours et il subsiste encore quelque doute au sujet de celles des *Tubicaulis*. On connaît plusieurs stipes de *Tubicaulis*, appartenant à des espèces différentes, mais tous assez mal conservés. Nous citerons : *T. solenites* et *T. dubius ;* le *Grammatopteris Rigolloti* de Renault (27) pourrait être aussi un stipe de *Tubicaulis ;* en outre entre les racines des gros *Psaronius* de Chemnitz, on aperçoit fréquemment des stipes de *Tubicaulis* ; mais en général, on ne peut pas suivre la fronde assez loin du stipe, c'est-à-dire jusqu'à un niveau où la trace foliaire deviendrait intéressante.

Nous ne nous occuperons que du *T. solenites*, qui est le mieux connu. Cette espèce n'est représentée que par un seul exemplaire, dont la majeure partie est conservée au Musée Minéralogique de Freiberg. Des plaques polies, détachées du même exemplaire se trouvent à Chemnitz, à Dresde,

à Berlin et à Londres. C'est un magnifique tronc de fougère arborescente de 40^{cm} de haut et de 20^{cm} de diamètre à la base; ce tronc a conservé toutes les bases de ses frondes attachées autour de lui.

Le stipe possède une masse de bois pleine à contour circulaire, apparemment dépourvue de trachées. Les masses sortantes destinées aux frondes, prennent naissance à la périphérie de la masse ligneuse. Elles sont d'abord ovales et à peine courbées; puis elles s'allongent et prennent en pénétrant dans la fronde la forme d'un croissant, dont la convexité est tournée vers le stipe. Le diamètre de la fronde augmente en s'éloignant du stipe; sur les frondes les plus externes, le croissant est plus développé; ses extrémités subissent une courbure brusque, qui les rabat vers l'axe de symétrie de l'organe (fig. 25 du texte). C'est à ce niveau, à

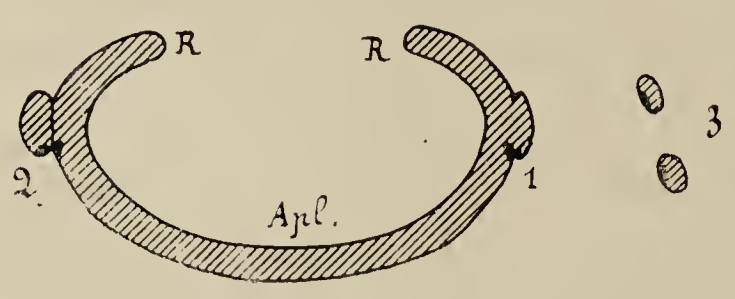


Fig. 25. — *Tubicaulis solenites.* Trace foliaire sur une fronde très éloignée du stipe.
Apl., apolaire médiane.
R, R, renflements récepteurs.
1, 2, 3, états successifs de la sortie.
Les tâches noires indiquent la situation probable des pôles ligneux.

peu près que se trouve le point d'émission des pièces sortantes, destinées aux rachis secondaires de la fronde. Si l'on suit une pièce sortante, on remarque qu'avant de quitter la fronde, elle se divise en deux; mais la ligne de division est perpendiculaire à l'axe de symétrie du rachis primaire et non parallèle (S_g, fig. 106, pl. XV). Ceci laisse supposer, que la pièce sortante se ramifie perpendiculairement à la pièce mère, c'est-à-dire qu'elle est tournée de 90°. Ce phénomène était déjà bien visible sur la figure très fidèle publiée par Stenzel notamment sur les frondes marquées : 22, 25, 32, 33, etc. (1); il s'observe sur toutes les frondes en voie de

(1) Voir fig. 2, pl. I du travail de Stenzel (**37**).

ramification, que l'on peut voir sur les différents fragments du *Tubicaulis solenites*. C'est donc un fait bien établi, qu'il paraissait difficile d'expliquer, tant que l'on croyait que les *Tubicaulis* étaient voisins des *Anachoropteris* ; car chez ces derniers les rachis secondaires sont parallèles au rachis primaire, qui les porte. Mais la question change complètement d'aspect dès que l'on connaît la structure du *Gyropteris sinuosa* ; il est clair en effet que le mode d'émission des pièces sortantes et leur orientation sont pareils dans ces deux frondes.

Aussi nous avons fait tout ce qui dépendait de nous, pour arriver à préciser la structure de la trace foliaire du *T. solenites*. M. de Solms Laubach a eu l'extrême obligeance de mettre à notre disposition ses meilleures préparations. Malheureusement la conservation du *T. solenites* est très défectueuse et nos efforts n'ont pas été entièrement couronnés de succès ; bien que sachant d'avance où nous devions trouver les éléments de protoxylème, nous n'avons pas réussi à les voir.

Voici ce que nous avons constaté (fig. 106 et 107, pl. XV) ; la lame ligneuse, en forme de croissant, a sensiblement la même épaisseur sur toute son étendue ; il n'y a pas sur sa convexité de saillies, qui puissent faire croire à l'existence de pièces réceptrices antérieures rudimentaires semblables à celles du *G. sinuosa*, ou de *pôles en cupules* comme ceux des *Anachoropteris* (voir chap. I, 4e partie). Il n'y a rien non plus, qui révèle l'existence de groupes trachéens en voie de translation. La pièce sortante prend naissance par un bourgeonnement, qui se produit à une petite distance de l'extrémité de la lame ligneuse (S_d, fig. 107). Sur les frondes les plus externes, c'est à l'endroit où la lame ligneuse subit une courbure brusque, qu'apparait ce bourgeonnement (fig. 25 du texte). Le bourgeonnement n'est donc pas terminal, il n'est pas non plus latéral, comme chez *Anachoropteris* (fig. 108, pl. XV) ; relativement à ces derniers, le point d'émission de la pièce sortante est certainement beaucoup plus voisin de l'extrémité de la lame ligneuse.

La pièce sortante, de forme ovale, est libérée parallèllement à la pièce mère ; mais bientôt on la voit tourner de 90°, de manière que sa face antérieure regarde la pièce mère ; plus tard elle se coupe en deux (S_g, fig. 106) ; il est problable que ce n'est pas là une simple dichotomie, mais qu'il y a en réalité émission d'une ramification hâtive destinée à un rachis tertiaire.

Tout ceci nous conduit à considérer la lame ligneuse du *Tubicaulis solenites*, comme composée d'une apolaire médiane *Apl.*, et de deux pièces réceptrices postérieures R_p (fig. 25, texte). Les pièces réceptrices antérieures déjà très réduites chez *G. sinuosa*, ont disparu ici sans laisser de trace ; quant aux antennes et aux renflements récepteurs postérieurs, ils s'alignent de manière à constituer avec l'apolaire médiane une seule lame ligneuse à courbure inverse. Si la conservation était meilleure, on trouverait très probablement des trachées devant les renflements récepteurs, c'est-à-dire devant la région, qui bourgeonne pour donner naissance à la pièce sortante.

Nos connaissances actuelles sur le *Tubicaulis solenites*, demeurent assurément fort incomplètes. Telles qu'elles sont, elles ne permettent plus de laisser les *Tubicaulis* au voisinage des *Anachoropteris* (1) ; c'est auprès du *Gyropteris sinuosa*, que nous devons les placer. La trace foliaire de ce dernier genre est d'ailleurs déjà très suggestive ; elle nous montre qu'il est possible, en partant de la trace zygoptéridienne normale, de réaliser par des déformations appropriées une lame ligneuse unique, mince et allongée, à courbure inverse, d'épaisseur uniforme sur toute son étendue et qui représente en réalité : une apolaire médiane, deux antennes et deux renflements récepteurs, tous placés dans le prolongement les

(1) La quatrième partie de notre étude nous fournira l'occasion de décrire la trace foliaire de l'*Anachoropteris Decaisnei*, et de préciser les différences profondes, qui obligent à séparer les *Tubicaulis* de la famille des Anachoroptéridées.

uns des autres (1). Pour passer du *G. sinuosa* au *T. solenites*, il suffit d'exagérer la courbure inverse de la lame ligneuse.

En résumé, il existerait une série de Zygoptéridées, la série III, comprenant les termes suivants :

Clepsydropsis — *Metaclepsydropsis* — *Diplolabis* — *Gyropteris* — *Tubicaulis*.

Cette série à partir du 4e terme est caractérisée : 1° par la perte du plan de symétrie accessoire ; 2° par la suppression des pièces réceptrices antérieures ; 3° par l'allongement de la lame ligneuse restante et par la courbure inverse de cette lame.

Nous croyons pouvoir affirmer l'existence de cette série malgré les lacunes dues au mauvais état de conservation des *Tubicaulis*.

3. — *La trace foliaire du* Dineuron pteroïdes.

Le *Dineuron pteroïdes* a été découvert par B. Renault dans les silex d'Esnost, au même niveau que le *Diplolabis Römeri*. On trouve dans ces silex des pétioles très petits et que l'on peut confondre facilement avec des racines à faisceau bipolaire. Leur masse ligneuse est en effet ovale, renflée en son milieu et les éléments les plus petits, c'est-à-dire les premiers formés, paraissent occuper les deux extrémités du grand axe de l'ellipse ; un examen plus attentif montre que ces extrémités sont creusées chacune par une dépression ou un sinus circulaire, bordé de petits éléments (fig. 105, pl. XV ; fig. 27 du texte) ; ce sont de véritables boucles périphériques, mais qui ne se ferment, qu'au moment de l'émission des pièces sortantes comme chez *Metaclepsydropsis*. La pièce sortante

(1) Même si nous nous plaçons dans l'hypothèse la plus défavorable, c'est-à dire si nous admettons que *G. sinuosa* n'est qu'un rachis secondaire de Zygoptéridée, nous pouvons toujours considérer ce type comme intermédiaire entre les *Diplolabis* et les *Tubicaulis*, car nous avons le droit de supposer que la même déformation de la trace foliaire peut atteindre le rachis primaire à un moment donné.

se coupe en deux demi-pièces sortantes, composées d'un très petit nombre d'éléments qui par conséquent doivent rester peu différenciées (1), (S_p, S_a, fig. 104, pl. XV et fig. 26 du texte).

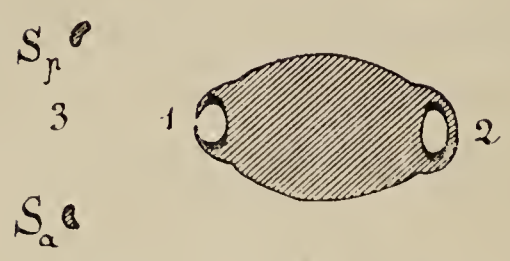


Fig. 26.— *Dineuron pteroïdes*, masse ligneuse d'un rachis primaire. S_p, S_a, demi-pièces sortantes. 1, 2, 3, états successifs de la sortie.

Le *Dineuron pteroïdes* se lit très facilement en partant des *Clepsydropsis* et des *Metaclepsydropsis* ; il offre par rapport à ce dernier type les différences suivantes :

METACLEPSYDROPSIS	DINEURON
Apolaire médiane, réduite à un étranglement de la masse ligneuse.	*A. m.* prépondérante, renflée en son milieu, constituant la majeure partie de la masse ligneuse.
Renflements récepteurs, volumineux, fixés directement sur l'apolaire médiane.	*R. r.* extrêmement réduits, fixés directement sur l'apolaire médiane.
Pas d'antennes.	Pas d'antennes.
Sinus polaires, circulaires.	*S. p.* circulaires.
Demi-pièce sortante, volumineuse, très différenciée, tournée de 90°.	*D. p.* grêle, réduite à un tout petit arc, tourné de 90°.

Ce tableau fait bien ressortir les différences et les analogies des deux types. Il justifie le classement du *D. pteroïdes* dans un genre différent des *Metaclepsydropsis*.

La masse ligneuse du *D. pteroïdes* nous offre un phénomène exactement inverse de celle du *M. Duplex*. Au lieu d'être

(1) Ce résultat est en contradiction avec la figure publiée par B. Renault en 1896, dans le *Bassin Houiller et Permien d'Autun et d'Épinac*. Renault dessine en effet, une pièce sortante indivise, perpendiculaire à la pièce mère et identique à elle. Nous avons constaté sur la préparation originale, que, ce que B. Renault a pris pour la pièce sortante est en réalité u e racine étrangère, qui a pénétre accidentellement dans le pétiole. Les deux demi-pièces sortantes véritables se trouvent au contraire en bas et à droite de la figure ; elles ont été négligées par lui (**27**, fig. 19, page 23).

étranglée en son milieu, *elle est renflée*; elle est constituée presque toute entière par l'apolaire médiane qui était à peu près nulle chez *M. duplex*.

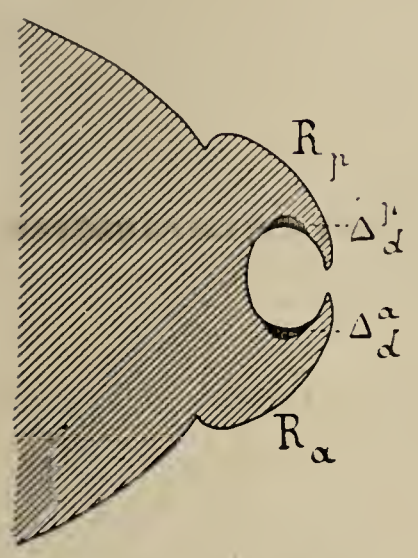


Fig. 27. — *Dineuron pteroïdes*, l'une des extrémités de la masse ligneuse d'un rachis primaire.

R_a, R_p, renflements récepteurs.

Δ^p_d, Δ^a_d, pôles fondamentaux ; ils sont situés en dedans des crochets et non pas à l'extrémité de ces crochets.

Au contraire les renflements récepteurs, volumineux chez *Metaclepsydropsis*, sont ici réduits à des saillies à peine marquées bordant les sinus polaires. (R_a, R_p, fig. 104, pl. XV; fig. 27 du texte). Il en résulte que les demi-pièces sortantes sont très petites.

Ces deux caractères sont particuliers au genre *Dineuron;* ils pourraient faire supposer que ce genre dérive d'un type plus ancien que les *Clepsydropsis*. Cependant le mode d'émission de la sortie ne laisse aucun doute sur les affinités très étroites, qui existent entre les *Dineuron,* les *Metaclepsydropsis* et les *Clepsydropsis*. (Voir aussi les excellentes figures de *D. ellipticum* publiées par M. R. Kidston, 19bis).

CHAPITRE VII.

Classification des ZYGOPTÉRIDÉES d'après les caractères de leurs traces foliaires.

1. — *Historique.*

Les quatre premières Zygoptéridées connues ont été décrites et figurées par Cotta (13) en 1832. Elles provenaient des tufs permiens de la région de Chemnitz. C'étaient : *Tubicaulis primarius*, *T. solenites*, *T. ramosus* et *T. dubius*. Le nom de *Tubicaulis* adopté par Cotta est dû à Sprengel (1). Il est sans intérêt de reproduire ici la définition du genre *Tubicaulis*, donné par Cotta ; cet auteur par une erreur singulière désignait sous le nom de *Gefässbündel* (faisceaux), les pétioles, qui entourent le stipe et sous le nom de *Schlauch* (boyau), la trace foliaire, c'est-à-dire le faisceau qui parcourait chaque pétiole.

En 1845, Corda (14) change tous les noms de Cotta. Avec les quatre espèces de *Tubicaulis*, il crée trois genres :

Asterochlæna pour *T. ramosus*,

Zygopteris pour *T. primarius*,

Selenochlæna pour *T. dubius* et *T. solenites*.

Cette classification de Corda était bonne ; ces trois genres ont été conservés ; mais le nom de *Selenochlæna* a dû disparaître devant celui de *Tubicaulis*. On a du de même abondonner tous les noms d'espèce proposés par Corda, pour revenir à ceux de Cotta.

Corda plaçait à la suite des trois genres en question, le

(1) A. Sprengel. *Commentatio de Psarolithis ligni fossilis generæ*. Halle, 1828.

genre *Tempskya*, et constituait ainsi la famille des Phthoroptéridées. A côté de cette famille, il plaçait celle des Rhachioptéridées composée du genre *Anachoropteris*, qu'il avait découvert dans les sphérosidérites de Radnitz et d'un grand nombre d'autres genres : *Gyropteris, Selenopteris, Ptilorachis, Calopteris*, etc, qui sont pour la plupart des pétioles de *Psaronius*.

A dater de cette époque, le nombre des Zygoptéridées et des Fougères voisines est allé grandissant ; on ne se préoccupa plus guère de les classer ; on se contentait seulement d'indiquer pour chaque plante nouvelle ses affinités probables avec les types déjà décrits. Ces appréciations étaient en général très défectueuses ; elles avaient du moins le mérite de constituer une première ébauche de classification.

On découvrait surtout des frondes ; les stipes étaient rares. Williamson, vers 1874 (41), croyant impossible d'établir une classification durable, basée principalement sur les caractères de la fronde, proposa d'appeler provisoirement *Rachiopteris* tous les pétioles ou tiges de Fougères déjà connus ou à découvrir dans les terrains primaires. Par erreur, cette appellation fut étendue à des Phanérogames comme le *Lyginodendron oldhamium* (*Rachiopteris aspera*) et comme les *Myelopteris* (*R. Williamsoni* Seward).

Classification de Stenzel. — En 1889 Stenzel (37) publie son étude sur le genre *Tubicaulis* Cotta. Il distingue quatre genres :

1. *Tubicaulis.*
2. *Asterochlœna.*
3. *Zygopteris.*
4. *Anachoropteris.*

Pour sa classification, Stenzel a essayé de se servir autant que possible des stipes ; il passe par extension aux plantes, dont on ne connaissait que la fronde.

1. Le genre *Tubicaulis* est caractérisé par ce fait que la

masse ligneuse du stipe est cylindrique. La trace foliaire est en forme de croissant à concavité postérieure. Ce genre ne comprend qu'une seule espèce : *T. solenites*.

2. Dans le genre *Asterochlœna*, la masse ligneuse du stipe est étoilée ; la trace foliaire est rectiligne ou incurvée. Ce genre est divisé en trois sections : *Menopteris*, *Asterochlœna* et *Clepsydropsis*.

Dans la section *Menopteris*, la masse ligneuse du stipe est faiblement incisée ; les branches de l'étoile sont simples ; la trace foliaire a la forme d'une gouttière à concavité tournée vers l'extérieur. Cette section ne comprend qu'une espèce : le *Tubicaulis dubius* de Cotta.

Dans la section *Asterochlœna*, la masse ligneuse du stipe est profondément incisée ; les branches de l'étoile sont ramifiées. La trace foliaire a la forme d'une gouttière à concavité antérieure. Cette section comprend deux espèces : *A. ramosa* Cotta et *A. laxa* Stenzel.

Dans la section *Clepsydropsis*, le stipe est inconnu ; la trace foliaire est rectiligne, mais ressemble beaucoup à celle des *Asterochlœna*. Cette section comprend le *Clepsydropsis antiqua* Unger et le *C. kirgisica* Stenzel, auxquels l'auteur a joint le *Rachiopteris duplex* Williamson et l'*Asteropteris noveboracensis* Dawson.

3. Dans le genre *Zygopteris*, la masse ligneuse du stipe est annulaire, déprimée par de larges baies ; elle enveloppe une moëlle à contour étoilé ; la trace foliaire a la forme d'un H. Ce genre est divisé en deux sections : *Zygopteris* et *Ankyropteris*.

Dans la section *Zygopteris*, le stipe est inconnu, la trace foliaire a la forme d'un H ; la fronde n'a que deux files de ramifications. Cette section ne comprend que le *Z. primaria* Cotta.

Dans la section *Ankyropteris*, la trace foliaire a plutôt la forme d'une ancre double ; la fronde porte quatre files de ramifications. Cette section réunit tous les *Zygopteris* de

Renault et de Williamson, plus le *Z. Tubicaulis* de Gœppert et le *Z. scandens* de Stenzel.

4. Le genre *Anachoropteris* est caractérisé par sa trace foliaire en forme de croissant à concavité postérieure et par la structure du stipe, qui rappelle les stipes d'*Ankyropteris*. Ce dernier caractère était emprunté par Stenzel au prétendu stipe d'*Anachoropteris Decaisnei* de Renault, qui est justement un stipe d'*Ankyropteris*.

Il est curieux de constater que Stenzel n'a pas fait rentrer dans sa classification les *Botryopteris*, qui sont voisins des *Anachoropteris*. Nous ne parlerons pas des *Sphallopteris*, *Chelepteris*, *Bathypteris*, *Osmundites*, qu'il avait jugé bon d'énumérer à la suite du genre *Anachoropteris*, et qui sont pour la plupart des stipes d'Osmondacées de l'époque secondaire [voir Kidston et Gwynne Vaughan (20)].

Toutes les plantes rangées par Stenzel dans ses trois premiers genres sont des Zygoptéridées, et la classification qu'il en donne, était en somme très acceptable pour l'époque où elle a paru. Pour l'améliorer, il eut suffi de replacer le *Menopteris dubia* dans le genre *Tubicaulis* et d'élever toutes les sections d'*Asterochlœna* et de *Zygopteris* au rang de genres.

M. le Professeur de Solms (35) a reproché avec raison à Stenzel sa manière de distinguer les sections *Zygopteris* et *Ankyropteris*, qui reposait manifestement sur une erreur ; le *Z. primaria* a effectivement quatre files de ramifications comme la moitié des frondes, que Stenzel rangeait dans la section *Ankyropteris*. La faute de Stenzel est toutefois autre que ne le pensait M. de Solms ; elle réside dans ce fait que la section *Ankyropteris* réunissait deux types (*Etapteris* et *Ankyropteris*) plus différents l'un de l'autre qu'ils ne l'étaient séparément du type *Zygopteris*.

Au fond, il est facile de voir que le point faible de la classification de Stenzel était précisément une connaissance insuffisante de toutes les traces foliaires.

La classification de Stenzel contenait cinq genres de Zygoptéridées, à la condition d'élever *Clepsydropsis* et *Ankyropteris* au rang de genres ; elle en renfermait sept en puissance, puisque nous avons encore pu diviser en deux, chacun de ces deux genres. Elle comprenait quinze espèces.

Mais Stenzel a laissé en dehors de sa classification le *Gyropteris sinuosa* Gœpp. et le *Stauropteris oldhamia* Will.

Depuis 1889, les Zygoptéridées se sont enrichies des deux genres *Diplolabis* et *Dineuron,* dus à Renault (1).

2. — *L'ordre des Inversicaténales.*

Le terme de Botryoptéridées a été adopté par plusieurs anatomistes pour désigner l'ensemble des trois genres : *Zygopteris, Anachoropteris* et *Botryopteris.* Ce choix n'était pas heureux, puisque *Botryopteris* était des trois genres, le dernier découvert et qu'il apparaissait plutôt comme dérivé des *Anachoropteris.* D'autre part, chacun des trois genres primitifs constitue en réalité une famille très importante. La famille des Zygoptéridées en particulier ne comprend pas moins de 11 genres et de 25 espèces, répartis à divers niveaux du Culm, du Westphalien inférieur, du Stéphanien et du Permien. Le terme de Botryoptéridées ne peut plus prétendre à désigner l'ordre formé par la réunion des trois familles. M. C.-Eg. Bertrand a proposé le nom d'*Inversicaténales,* qui a l'avantage de rappeler un caractère essentiel, commun à toutes les Fougères de ce groupe et qui les sépare de toutes les autres Fougères connues, savoir : la courbure

---

(1) Pendant l'impression de notre travail, nous avons reçu la nouvelle édition des *Studies* de M. le Dr Scott et les *Lectures on the evolution of the Filicinean vascular system* de M. A. G. Tansley, que nous n'avions pas encore pu consulter. Nous regrettons de ne pas pouvoir donner ici l'analyse des intéressants chapitres consacrés aux Botryoptéridées par ces deux auteurs. On relèvera des divergences assez importantes entre leur classification et la nôtre ; mais on reconnaîtra sans peine, que ces divergences tiennent essentiellement à ce que MM. Scott et Tansley n'ont pas eu à leur disposition tous les documents, que nous avons utilisés.

inverse de la chaîne libéro-ligneuse de leurs frondes (1). C'est ce terme que nous adopterons.

La fronde des Inversicaténales possède en outre les caractères suivants :

La trace foliaire se compose d'un massif libéro-ligneux unique, elle est pourvue de deux ou quatre pôles fondamentaux au maximum. La masse ligneuse revêt toujours une forme très caractéristique ; elle offre des régions spécialement différenciées pour l'émission des pièces sortantes, et que nous appellerons *pièces réceptrices*.

Nous distinguerons les trois familles de la façon suivante :

I. — En général, quatre pièces réceptrices, rarement deux par réduction ; en général deux plans de symétrie rectangulaires et pièces sortantes tournées de 90° par rapport à la pièce mère. Lame ligneuse centrale, quand elle existe, *horizontale, apolaire*. Les éléments de protoxylème destinés aux pièces sortantes prennent naissance sur les pièces réceptrices ..... Famille des ZYGOPTÉRIDÉES.

II. — Deux pièces réceptrices seulement. Lame ligneuse centrale pourvue de deux pôles, souvent en *cupules*, à sa face antérieure. Les éléments de protoxylème destinés aux pièces sortantes, prennent naissance sur la lame ligneuse centrale et se rendent ensuite sur les pièces réceptrices ; pièces sortantes parallèles à la pièce mère.

a) Lame ligneuse centrale horizontale, pourvue de deux pôles en cupules à sa face antérieure. Pièces réceptrices, adhérant à la lame ligneuse centrale par leur extrémité antérieure, et ayant leur extrémité postérieure plus ou moins enroulée .... Famille des ANACHOROPTÉRIDÉES.

b) Lame ligneuse centrale verticale, pourvue d'un ou deux pôles à son extrémité antérieure ; pôles encore souvent en cupules ; pièces réceptrices dirigées verticalement et soudées à la lame ligneuse centrale par leur extrémité postérieure .... Famille des BOTRYOPTÉRIDÉES.

---

(1) Dans le cas des *Anachoropteris*, des *Gyropteris*, des *Tubicaulis*, l'expression de courbure inverse se comprend toute seule ; elle indique, que la convexité de la chaîne libéro-ligneuse est tournée vers le stipe ; la courbure de cette chaîne est donc *inverse de ce qu'elle est chez toutes les Fougères actuelles*. Dans le cas des genres *Clepsydropsis, Diplolabis*, etc., cette expression aura besoin d'être précisée; c'est ce que nous ferons dans la 4e partie de notre étude.

3. *Caractères généraux de la trace zygoptéridienne.*

La trace foliaire des Zygoptéridées offre les caractères suivants :

La partie centrale de la masse ligneuse est une lame dépourvue de trachées ; elle est inactive (c'est-à-dire n'intervenant pas directement dans l'élaboration des pièces sortantes) et dépourvue de trachées ; nous l'appelons : *apolaire médiane.*

A ses extrémités s'élèvent *quatre pièces réceptrices,* c'est-à-dire quatre lames ligneuses dirigées verticalement et destinées à l'émission des sorties. Chaque pièce réceptrice est composée d'un *renflement récepteur* ou *pièce réceptrice proprement dite* et d'un *pédoncule* ou *antenne,* qui l'unit à l'*apolaire médiane.*

Il y a *quatre pôles fondamentaux* (deux par réduction chez *Tubicaulis*), un devant chaque renflement récepteur. Les pôles peuvent être extérieurs, enfermés dans *une boucle ligneuse périphérique,* ou intérieurs au bois ; il y a deux pôles antérieurs et deux pôles postérieurs.

Le liber entoure complètement le bois ; il forme *deux maxima médians* avec gros tubes criblés, l'un sur la face antérieure, l'autre sur la face postérieure de l'apolaire médiane.

Les caractères ci-dessus s'appliquent à toutes les Zygoptéridées connues. Nous ajouterons que :

1° Sauf chez *Ankyropteris, Asterochlæna, Gyropteris* et *Tubicaulis,* la fronde possède deux plans de symétrie rectangulaires (un plan de symétrie principal passant par l'axe du stipe et un plan accessoire ou plan droite-gauche) et quatre files de pièces latérales, émises par paires alternativement à droite et à gauche ; les deux pièces latérales d'une même paire sont coalescentes à leur base. Chaque rachis secondaire reçoit une demi-masse ligneuse sortante émise aux dépens d'une pièce réceptrice.

2° Sauf chez *Stauropteris*, les rachis secondaires sont toujours orientés à angle droit sur le rachis primaire qui les porte, et leur masse libéro-ligneuse subit une réduction frappante de sa face antérieure, qui lui donne l'aspect d'une chaîne à courbure directe, c'est-à-dire d'un arc à concavité antérieure et pourvu de deux ou quatre pôles. Les rachis secondaires ont donc un aspect très différent des rachis primaires.

En d'autres termes : les rachis secondaires n'ont plus qu'un seul plan de symétrie ; ce plan est perpendiculaire au plan de symétrie principal du rachis primaire ; il passe par le rachis primaire et non par l'axe du stipe.

Les demi-pièces sortantes prennent naissance sur les renflements récepteurs et tournent ensuite de 90°, ou bien elles naissent directement sur les antennes, qui sont alors très développées, tandis que les renflements récepteurs sont très réduits. Les deux demi-pièces sortantes d'une même paire s'accolent sur l'axe de symétrie droite-gauche ; elles se séparent ensuite pour se rendre chacune dans un rachis secondaire.

Autres caractères de la fronde des Zygoptéridées. — La masse libéro-ligneuse unique est entourée par un endoderme, qui se continue par un tissu fondamental à grandes cellules arrondies, peu épaissies ; puis vient une gaîne mécanique sclérifiée, continue, faisant tout le tour de l'organe ; cette gaîne se compose de cellules, de tailles progressivement décroissantes en allant de l'intérieur vers l'extérieur. Autour de la gaîne, on trouve un tissu assimilateur, composé de cellules à parois minces et laissant entre elles de nombreuses lacunes ; ce tissu peut prendre un aspect étoilé. Il est revêtu d'un épiderme pourvu de stomates et d'expansions pluricellulaires, figurant des poils, des écailles ou des épines.

La succession de ces divers tissus se répète dans le même ordre chez tous les membres de la famille. La forme des cellules, la nature des émergences varient d'une espèce à

l'autre ; les vaisseaux ligneux sont scalariformes ou aréolés. Plusieurs espèces présentent des glandes à gomme unicellulaires dans le tissu fondamental à parois minces.

Caractères du stipe. — Le stipe n'est connu que dans un petit nombre de genres de Zygoptéridées : *Asterochlœna*, *Ankyropteris* et *Tubicaulis ;* il n'est pas possible actuellement d'en tirer des caractères généraux applicables à toute la famille.

Caractères des fructifications. — La même remarque s'applique aux fructifications ; on ne connaît avec certitude que celles de *S. oldhamia*. B. Renault a décrit de beaux sporanges du Stéphanien, qui pourraient appartenir à *E. Lacattei* ; il a décrit aussi des sporanges qu'il rapportait à *D. esnostensis*. Enfin, on connaît les fructifications des *Corynepteris,* qui seraient des empreintes de plantes appartenant à la famille des Zygoptéridées.

Les diagnoses latines adoptées par les auteurs, qui nous ont précédé, pour les différents groupes ou espèces de la famille des Zygoptéridées sont notoirement insuffisantes ; il n'est pas possible en se servant de ces définitions de déterminer une seule Zygoptéridée fût-ce la plus simple ou la plus répandue. Par exemple, les diagnoses latines données par Stenzel pour le genre *Tubicaulis* et pour l'espèce *T. Solenites* ne caractérisent nullement la plante ; la diagnose donnée par Mlle M.-C. Stopes pour son *T. Sutcliffii* ne permet pas de dire s'il s'agit d'un *Tubicaulis* ou d'un *Anachoropteris*.

Nous avons jugé utile dans ces conditions de publier de nouvelles diagnoses pour tous les genres de la famille des Zygoptéridées, en tâchant de donner à chacun ses véritables caractères. Ce travail était encore rendu nécessaire par les modifications considérables que nous avons dû apporter à la classification. Nous donnerons en même temps la diagnose de la plupart des espèces. Toutes ces diagnoses ne se rapportent qu'aux frondes.

Nous n'avons pas cru devoir employer la langue latine,

ainsi qu'il est d'usage, pour la rédaction des diagnoses. Nous avons préféré nous servir de la langue française, qui rend mieux tous les détails de notre pensée.

Genre CLEPSYDROPSIS, Unger, 1856.

Trace zygoptéridienne très condensée. La masse ligneuse, ovale, allongée, présente en son milieu un léger étranglement. Elle se renfle à ses extrémités, qui sont constituées par deux boucles périphériques épaisses, à contour interne elliptique. Les trachées paraissent disséminées sur tout le pourtour de l'ellipse ; au lieu de quatre pôles fondamentaux, nous aurions donc ici deux ellipses polaires. Les boucles périphériques ne s'ouvrent jamais ; elles sont remplies par des fibres primitives.

La pièce sortante est libérée par un étranglement de la boucle périphérique.

Pièce sortante n'ayant qu'un seul plan de symétrie, perpendiculaire au plan de symétrie principal du rachis primaire ; elle a la forme d'un anneau fermé, elle ne se divise probablement pas en deux demi-pièces (1). L'arc postérieur de l'anneau sortant est épaissi, l'arc antérieur est mince. Les ramifications de cet anneau sont encore des anneaux fermés, à face antérieure également réduite.

Ce genre comprend probablement plusieurs espèces ; mais

---

(1) Stenzel dit que la pièce sortante de *C. kirgisica* se divise en deux demi-pièces, comme celle de *Z. primaria* ou celle de *T. solenites* ; sur sa fig. 38, pl. IV (**37**), il dessine en effet une fronde *b*, qui présenterait nettement cette particularité ; mais ce caractère ne se retrouve sur aucune des autres frondes de la figure, d'ailleurs très exacte, de Stenzel ; au contraire sur la fronde *b'*, et sur les frondes des fig. 40, 41, 42 et 43, la pièce sortante paraît n'alimenter qu'un seul rachis latéral, ce qui suppose qu'elle n'a pas subi de division. D'autre part, en examinant très attentivement l'échantillon de *C. kirgisica* du Musée de Breslau nous n'avons jamais pu observer avec certitude la division de la pièce sortante ; celle-ci est souvent détruite, et la cavité, qu'elle occupait, a été aplatie ; c'est ce phénomène, qui peut faire croire qu'on est en présence d'une pièce en train de se diviser. — Nous remarquerons enfin, que sur les rachis de *C. antiqua*, que nous avons étudiés, la forme de l'anneau sortant n'annonce nullement une dichotomie prochaine.

nous ne sommes pas encore en mesure d'indiquer leurs caractères distinctifs. Presque toutes proviennent du Culm de Saalfeld en Thuringe.

C. antiqua Unger (fig. 94 et 95, pl. XIII), est très abondant dans la Grauwacke de Saalfeld.

C. robusta Unger paraît différent de *C. antiqua*.

C. composita Unger est un pétiole de *C. antiqua*, en mauvais état, et qui semble avoir deux masses ligneuses (fig. 94, pl. XIII).

C. kirgisica Stenzel provient de la steppe des Kirghiz au nord de Semipalatinsk. En l'absence de coupes minces, nous ne pouvons pas distinguer cette espèce de *C. antiqua*. Il est possible que les deux espèces soient identiques et il est infiniment probable que le gisement d'origine de *C. kirgisica* appartient au Culm et non au Permien, comme le supposait Stenzel.

Genre METACLEPSYDROPSIS, P. Bertrand, 1907.

Masse ligneuse étranglée en son milieu, parfois divisée en deux, s'évasant à ses extrémités pour former quatre renflements récepteurs très forts. Pas d'antennes. Quatre groupes trachéens ou pôles fondamentaux. Pas de boucles périphériques permanentes. Il se forme une boucle périphérique temporaire, lors de l'émission de la pièce sortante. Le contour interne de cette boucle est triangulaire et s'agrandit progressivement jusqu'à la libération complète de la pièce sortante.

Pièce sortante volumineuse très différente de la pièce mère.

Ce genre comprend actuellement deux espèces : *M. paradoxa* et *M. duplex*.

METACLEPSYDROPSIS PARADOXA, Unger.

1856. *Aphyllum paradoxum*, Unger, *in* : Richt. et Ung., *Beitr. z. Palæon. d. Thüring. Waldes.*

1896. *Rachiopteris Aphyllum*, de Solms, *Ueber d. Pflanzenreste d. Unterculm v. Saalfeld in Thüringen.* (pl. II, fig. 1).

Masse ligneuse divisée en deux.

La pièce sortante forme un arc unique à concavité tournée vers la pièce mère, recourbé en crochet à ses deux extrémités; il est possible que cet arc ne se divise pas en deux demi-pièces. Il semble ne pas y avoir trace sur cet arc sortant des pièces réceptrices antérieures.

Par la forme de la boucle périphérique temporaire et le mode d'émission de la pièce sortante, qui rappellent *C. antiqua, M. paradoxa* se rapproche des *Clepsydropsis*. Il est certainement différent de *M. duplex*.

Gisement : Culm inférieur de Saalfeld en Thuringe.

METACLEPSYDROPSIS DUPLEX, WILLIAMSON

1874. *Rachiopteris duplex,* Will., *On the organisat. of the foss. pl. of the lower coal meas.* Part VI, Ferns, (pl. LIV, fig. 30; pl. LV, fig. 28, 35; pl. LVI, fig. 39).

1889. *Asterochlæna* (*Clepsydropsis*) *duplex,* Stenz., *Die Gattung Tubicaulis.*

1896. *Clepsydropsis* sp., B.R., *Bass. houill. et perm. d'Autun et d'Epinac.*

Masse ligneuse habituellement non divisée et présentant alors une apolaire médiane très courte; parfois aussi profondément incisée et pouvant même se couper en deux.

Pièce sortante se divisant en deux. Masse ligneuse des rachis secondaires volumineuse, très différenciée. Elle a la forme d'un arc épaissi dans sa région médiane et présentant en plus une saillie à sa face antérieure; les deux pôles fondamentaux antérieurs sont placés de chaque côté de cette saillie; les deux pôles postérieurs sont au contraire ramenés très en avant à la face interne des crochets, qui forment les extrémités de l'arc ligneux.

C'est de ces crochets que se détachent les masses ligneuses destinées aux rachis tertiaires; celles-ci ont la forme d'un arc presque fermé en avant, épaissi dans sa région postérieure médiane et acuminé à ses extrémités.

Caractères accessoires. — Les plus gros vaisseaux ligneux du rachis primaire sont aréolés, les petits vaisseaux entourant les pôles sont scalariformes ; les arcs sortants sont composés en majeure partie d'éléments scalariformes et de quelques éléments aréolés.

Gisement : Couches de Burntisland (Écosse). — Silex de Combres, près de Régny (France).

Fig. 90, 91 et 92, pl. XIII.

L'*Asteropteris noveboracensis,* décrit par Dawson en 1881 est un stipe de Zygoptéridée avec frondes verticillées (voir : 16, pl. XII, fig. 1 à 9). Il provient du *Portage group* (*Upper Erian*) de Milo (Etat de New-York). D'après la description de Dawson, cette plante paraît voisine des *Metaclepsydropsis.* Il est possible que par la suite il faille remplacer le nom de *Metaclepsydropsis* par celui d'*Asteropteris*, plus ancien.

Genre ETAPTERIS, P. Bertrand, 1907.

Trace foliaire très différenciée dans toutes ses parties et revêtant la forme générale d'un H.

Apolaire médiane rectangulaire, longue et épaisse.

Spécialisation extrême des renflements récepteurs, qui sont très développés et méritent ici le nom de *pièces réceptrices proprement dites* ; ils ne tiennent à l'apolaire médiane que par des *pédoncules* (antennes) courts et grêles, réduits parfois à une seule file de vaisseaux ligneux ; ils revêtent des formes caractéristiques pour chaque espèce.

Pas de boucles périphériques temporaires pour l'émission des sorties, sauf peut-être chez *E. Tubicaulis*. Les pièces sortantes destinées aux rachis secondaires cheminent souvent pendant plusieurs segments (quatre ou cinq) à l'intérieur du rachis primaire.

Masse ligneuse des rachis secondaires ressemblant à une trace foliaire d'*Anachoropteris*. Elle possède deux renflements récepteurs postérieurs bien marqués et deux pôles fondamen-

taux postérieurs placés à la face antérieure. Il n'y a pas trace des organes récepteurs antérieurs. L'apolaire médiane peut être réduite à un simple étranglement séparant les deux renflements récepteurs ; elle peut être allongée ; elle est alors courbée et sa concavité est tournée vers le rachis primaire.

Caractères accessoires. — La trace foliaire des *Etapteris* est encore remarquable par l'alignement de grosses cellules criblées sur les deux faces de l'apolaire médiane et le long des pièces réceptrices. La trace foliaire est enveloppée par un tissu fondamental à parois minces (*tf'*) souvent détruit ; ce tissu renferme des glandes à gomme et à tanin au moins chez *E. Scotti* et *E. Lacattei* ; il se continue par un tissu fondamental plus résistant (*tf''*), en général bien conservé ; celui-ci se continue à son tour par une gaine mécanique sclérifiée (*g. s.*). Ces trois tissus s'observent chez tous les *Etapteris* (voir pl. XVI).

ETAPTERIS TUBICAULIS, Gœppert.

1852. *Zygopteris Tubicaulis,* Gœpp., *Die Foss. Flora des Uebergangsgebirges* (pl. XI, fig. 1 à 3).

1889. *Zygopteris* (*Ankyropteris*) *Tubicaulis*, Stenz., *Die Gattung Tubicaulis.*

1892. *Zygopteris Tubicaulis,* de Solms, *U. d. Pflanzreste v. Glätz. Falkenberg.* (pl. II, fig. 12).

Trace foliaire offrant les caractères généraux du genre *Etapteris,* mais très condensée, rappelant par sa forme générale la trace foliaire du *Metaclepsydropsis duplex.*

Apolaire médiane bien marquée, mais courte et épaisse ; renflements récepteurs peu allongés, arrondis à leur sommet ; pédoncules épais unissant largement les renflements récepteurs à l'apolaire médiane.

Rachis secondaires inconnus.

Vaisseaux ligneux scalariformes.

Gisement : Calcaire carbonifère de Glätzisch-Falkenberg (Silésie).

L'échantillon original de Gœppert est conservé au Musée

géologique de l'Université de Breslau (fig. 2, pl. I; fig. 93, pl. XIII; fig. 109, pl. XVI).

ETAPTERIS DIUPSILON, Williamson.

1879. *Rachiopteris diupsilon*, Will., *On the Org. of the foss. pl. of the low. coal meas.* Part X. (pl. 21. fig. 90).

Rachis primaire pouvant atteindre 3cm de diamètre.

Apolaire médiane très longue, d'épaisseur uniforme sur toute son étendue. Pièces réceptrices proprement dites très grandes, arquées, s'effilant en pointe à leur sommet, offrant l'aspect de quatre cornes.

Pédoncules épais, unissant largement les pièces réceptrices proprement dites à l'apolaire médiane.

Rachis secondaires inconnus.

Vaisseaux ligneux rayés.

Gisement : Nodules du toit du *Bullion Coal*, près de Burnley (Lancashire) et nodules de Shore-Littleborough.

La préparation originale est conservée sous le numéro 216 dans la collection Williamson au British Museum (South Kensington).

Un second exemplaire d'*E. diupsilon* se trouve dans la collection de plaques minces d'Owen's College (Victoria University), à Manchester.

Fig. 6, pl. I et 110, pl. XVI.

ETAPTERIS SCOTTI, P. Bertrand.

1872. *Zygopteris Lacatti*, Binney, *Proceed. of the Manchest. lit. and. phil. Soc.* vol. XI. (Séance du 20 février).

1874. *Rachiopteris Lacatti*, Will., *On the org. of the foss. pl. of the low. coal meas.* Part VI. (pl. LVI, fig. 42; pl. LVII, fig. 45, 47).

1886. *Rhachiopteris Lacatti*, J. Félix, *Unters. ü. d. inn. Bau westf. Carb. Pflanz.* (pl. I, fig. 1).

1889. *Zygopteris* (*Ankyropteris*) *elliptica*, Stenz., *Die Gattung Tubicaulis.*

1907. *Etapteris Scotti*, P. Bert., *C.-R. Acad. d. Sciences. Paris* (4 novembre).

Apolaire médiane rectangulaire, légèrement renflée en son milieu.

Pièces réceptrices proprement dites épaisses, comptant jusqu'à quatre ou cinq gros vaisseaux ligneux dans leur plus grande largeur, ayant un contour général ovale, arrondies à leur sommet. Pédoncules réduits à 2 ou 3 vaisseaux.

L'ensemble de la masse ligneuse est inscriptible dans un *cercle* ou dans un *carré* à coins arrondis.

Masse ligneuse des rachis secondaires présentant deux renflements récepteurs postérieurs séparés par un étranglement ; à la face antérieure de la masse ligneuse, se trouvent deux crochets abritant les pôles fondamentaux postérieurs

Caractères accessoires. — Vaisseaux ligneux ponctués ou aréolés sur l'apolaire médiane et les pièces réceptrices ; vaisseaux rayés sur les arcs sortants et sur le bord externe des pièces réceptrices, où s'élaborent les sorties. Glandes à gomme dans le tissu fondamental, petites, *groupées particulièrement autour des pièces réceptrices.*

Liber des maxima, offrant *une seule rangée* de grosses cellules criblées, bordée d'éléments plus petits.

Gisement : Coal-balls des *lower coal measures* d'Angleterre et coal-balls de Langendreer (Zeche Vollmond) dans le bassin de la Ruhr.

Fig. 111 et 112, pl. XVI, du présent travail.

ETAPTERIS LACATTEI, B. Renault

1869 *Zygopteris Lacatti,* B. R., *Végét. sil. d'Autun.* (pl. VII, fig. 12 et pl. VIII).

1869. *Zygopteris elliptica,* B. R., *Végét. sil. d'Autun* (pl. VII, fig. 10).

1896. *Zygopteris Lacattei,* B. R., *Bassin houill. et perm. d'Autun et d'Epinac.*

1896. *Anachoropteris elliptica,* B. R., *Bassin houill. et perm. d'Autun et d'Epinac.*

C'est le type le plus différencié de tous les *Etapteris* et par conséquent de toute la famille des Zygoptéridées.

Apolaire médiane allongée, légèrement renflée en son milieu.

Pièces réceptrices proprement dites plus allongées et plus sveltes que chez *E. Scotti,* arrondies à leur sommet. Leur épaisseur maxima équivaut à deux ou trois gros vaisseaux ligneux. Elles ont la forme de massues allongées. Pédoncules grêles pouvant compter jusqu'à cinq ou six éléments ligneux sur une seule file.

L'ensemble de la masse ligneuse est inscriptible dans une *ellipse* ou dans un *rectangle* à coins arrondis. Ce caractère permet de distinguer rapidement : *E. Lacattei* d'*E. Scotti.*

Rachis secondaires ressemblant à des pétioles d'*Anachoropteris* ; ils offrent les caractères suivants : apolaire médiane courbée, à concavité antérieure ; pièces réceptrices proprement dites postérieures, ressemblant à celles du rachis primaire, adhérant à l'apolaire médiane par des pédoncules épais, et se prolongeant en avant par un crochet, qui représente une sortie en préparation ; à la face interne du crochet se trouve un pôle fondamental postérieur. Il n'y a pas trace des pièces réceptrices antérieures. Les masses ligneuses destinées aux rachis tertiaires ont la forme d'arcs très ouverts à concavité antérieure ; elles sont sensiblement parallèles à la pièce mère.

Caractères accessoires. — Vaisseaux ligneux ponctués ou aréolés et vaisseaux scalariformes, distribués sur le rachis primaire comme chez *E. Scotti.* Vaisseaux aréolés et scalariformes sur les rachis secondaires également.

Liber des maxima présentant *deux rangées bien distinctes* de grosses cellules criblées, séparées et bordées par des éléments plus petits.

Glandes à gomme unicellullaires, *uniformément distribuées dans tout le tissu fondamental à parois minces.*

Sur une section transversale, il n'y a pas autant de pièces sortantes libérées à l'intérieur du rachis primaire que chez *E. Scotti.*

Gisement : Silex permiens d'Autun.

L'une des préparations originales du rachis primaire est la coupe n° 1, boîte 1, de la Collection Roche au Museum de Paris.

Fig. 113 et 114, pl. XVI.

Genre DIPLOLABIS, B. Renault, 1896.

Trace foliaire ayant la forme générale d'un X.

Apolaire médiane courte, mais bien caractérisée. Antennes longues et épaisses, inclinées à 45° sur les plans de symétrie. Renflements récepteurs courts et arrondis, mais saillants; ils fournissent à eux seuls toute la sortie. Boucles périphériques temporaires, très grandes, triangulaires. Pôles s'enfonçant dans des sinus des lames ligneuses réceptrices.

Masse ligneuse des rachis secondaires, différenciée comme chez *Metaclepsydropsis duplex*; la saillie, située au fond de l'arc ligneux, et qui sépare les deux pôles fondamentaux antérieurs est plus large, que chez *M. duplex*. Les masses ligneuses destinées aux rachis tertiaires tendent à prendre la même structure, que celles des rachis secondaires.

Caractère accessoire. — Des émergences sans faisceau à la surface du pétiole.

DIPLOLABIS RÖMERI, de Solms

1892. *Zygopteris Römeri,* de Solms, *Ueber. d. in. d. Kalks. d. Kulm. v. Glätzisch Falkenberg i. S. erhalt. strukturb. Pflanzenreste* (pl. II. fig. 11 et 13).

1896. *Diplolabis esnostensis,* B. Renault, *Bass. houil. et perm. d'Autun et d'Epinac* (fig. 11 à 14, pp. 17 et 18).

1896. *Rachiopteris esnostensis,* B. R., *Bass. houil. et perm. d'Autun et d'Epinac* (pl. XXX, fig. 5 à 8).

Apolaire médiane courte et relativement large.

Les autres caractères sont ceux donnés pour le genre.

Le *Rachiopteris esnostensis*, B. R., représente un rachis primaire déformé (fig. 5) et des rachis secondaires de *D. Römeri*.

Gisement : Calcaire carbonifère de Glätzisch-Falkenberg (Silésie). — Silex d'Esnost (près d'Autun).

L'échantillon original de M. de Solms est conservé au Musée de Breslau (voir : fig. 4, pl. I. du présent travail).

Nos fig. 5, pl. I et 96, pl. XIV, représentent la préparation originale de Renault (coupe n° 8, boîte 167 de la collection Renault au Museum de Paris).

Nos fig.: 5*bis*, pl. I et 97, pl. XIV, représentent un rachis secondaire de *D. Römeri*. (c. 209, B. 9, Collection Roche).

DIPLOLABIS FORENSIS, B. RENAULT.

1896. *Diplolabis forensis.* B. R., *Bass. houill. et perm. d'Autun et d'Epinac* (fig. 6 et 7, p. 14).

Apolaire médiane relativement plus allongée et plus mince que dans l'espèce précédente.

Gisement : inconnu. Trouvé par M. Mayençon à Andrézieux dans les plaines du Forez, au milieu de cailloux roulés.

La préparation originale de Renault se trouve au Museum de Paris (C. 8, B. 167, Collection Renault).

GENRE ZYGOPTERIS, CORDA, 1845.

Apolaire médiane rectangulaire, large et longue. Antennes épaisses, inclinées à 45° sur les plans de symétrie.

Renflements récepteurs courts et arrondis, *non saillants*.

Demi-pièce sortante ayant la forme d'un arc grêle à concavité tournée vers la pièce mère, beaucoup moins volumineux que chez *Metaclepsydropsis* et *Diplolabis* et paraissant aussi moins différencié.

ZYGOPTERIS PRIMARIA, COTTA.

1832. *Tubicaulis primarius,* Cotta, *Die Dendrolithen.* (pl. I, fig. 1 et 2).

1845. *Zygopteris primœva.* Corda, *Beiträge.*

1889. *Zygopteris primaria,* Stenz., *Die Gattung Tubicaulis* (pl. V et pl. VI, fig. 48 et 49).

Cette espèce offre tous les caractères du genre. En outre, les pôles fondamentaux sont constitués par des bandes de protoxylème, étalées sur la moitié environ de la longueur totale de la pièce réceptrice.

Gisement : Tufs permiens de Flöha, près de Chemnitz (Saxe).

On n'en connaît qu'un seul exemplaire, dont le plus beau morceau est conservé au Musée minéralogique de Freiberg.

Fig. 102 et 103, pl. XV.

Genre GYROPTERIS, Gœppert, 1852; non Corda.

Pas de plan de symétrie accessoire; apolaire médiane excessivement longue, légèrement courbée, à concavité tournée vers le stipe; deux antennes postérieures très grandes, placées dans le prolongement de l'apolaire médiane, de même épaisseur qu'elle, mais infléchies vers la face postérieure du rachis et terminées par deux renflements récepteurs en forme de gros crochets tournés vers le stipe. L'ensemble de la lame ligneuse a l'aspect d'une bande sinueuse. Renflements récepteurs et antennes postérieures semblables à ceux des *Diplolabis*. Vaisseaux scalariformes.

Pièces réceptrices antérieures rudimentaires, formant deux petits crochets, situés aux extrémités de l'apolaire médiane, à sa jonction avec les antennes postérieures.

Pièce sortante émise toute entière par le renflement récepteur postérieur et orientée perpendiculairement à la pièce mère. Elle a la valeur d'une demi-pièce sortante de *Diplolabis* et possède une structure très semblable à cette dernière : elle a la forme d'un arc terminé par deux crochets, et pourvu d'une saillie située au milieu de sa concavité et figurant les deux organes récepteurs antérieurs rudimentaires.

GYROPTERIS SINUOSA, Gœppert.

1852. *Gyropteris sinuosa*, Gœpp., *D. foss. Flora d. Uebergansgbirges*. (pl. XI, fig. 5 et 6).

1892. *Gyropteris sinuosa*, de Solms, *U. d. Pflanzenreste v. Glätzisch-Falkenberg*.

Gisement : Calcaire carbonifère de Glätzisch-Falkenberg.

Echantillon original et préparation conservés au Musée Géologique de Breslau.

Fig. : 3, pl. I et 98 à 101, pl. XIV.

Genre TUBICAULIS, Cotta, *pars*, 1832.

Pas de plan de symétrie accessoire.

Lame ligneuse en forme de croissant, à convexité tournée vers le stipe et se composant en réalité d'une apolaire médiane, de deux antennes postérieures et de leurs renflements récepteurs placés dans le prolongement les uns des autres. Renflements récepteurs assez allongés, pourvus chacun très probablement d'un pôle fondamental.

Pas de pièces réceptrices antérieures.

Pièce sortante ayant la valeur d'une demi-pièce sortante de *Diplolabis*, tournée de 90° et se ramifiant perpendiculairement à la pièce mère.

Toutes les espèces de ce genre sont représentées par des échantillons mal conservés, qui ne nous permettent pas de les définir avec précision.

TUBICAULIS SOLENITES, Cotta.

1828. *Endogenites solenites*, A. Sprengel, *Commentatio de Psarolithis.*
1832. *Tubicaulis solenites*, Cotta, *Die Dendrolithen.* (pl.II).
1845. *Selenochlœna Reichii*, Corda, *Beiträge.*
1889. *Tubicaulis solenites*, Stenz., *Die Gattung Tubicaulis* (pl. I ; pl. II, fig. 13).

Lame ligneuse en forme de croissant, plus grande que chez les autres espèces. Pôles fondamentaux, beaucoup plus voisins des extrémités de la lame ligneuse que chez *Anachoropteris*. Vaisseaux ligneux aréolés.

Gisement : Tufs permiens de Gückelsberg-Flöha, près de Chemnitz (Saxe).

Il n'existe qu'un seul exemplaire, dont la plus grande partie est conservée au Musée minéralogique de Freiberg.

Fig. : 106 et 107, pl. XV.

TUBICAULIS DUBIUS, Cotta.

1832. *Tubicaulis dubius,* Cotta, *Die Dendrolithen.* (pl. I, fig. 3 et 4).
1845. *Selenochlœna microrrhiza,* Corda, *Beiträge.*
1889. *Asterochlœna* (*Menopteris*) *dubia,* Stenz., *die Gattung Tubicaulis.* (pl. III, fig. 19 à 26).

Lame ligneuse, courte, légèrement courbée. L'émission de la pièce sortante paraît se faire comme chez *T. solenites* (1).

Gisement douteux : Tufs permiens de Flöha, près de Chemnitz.

Echantillon unique, conservé au Berliner Museum (collection Cotta).

TUBICAULIS, Sp.

Entre les racines des gros *Psaronius* de Chemnitz, et probablement aussi de ceux d'Autun, on observe à côté des stipes d'*Ankyropteris scandens,* de petits stipes de *Tubicaulis,* qui n'ont pas encore pu être étudiés, car il n'en existe pas de préparation. Les traces foliaires ont la forme en croissant caractéristique du genre. La masse ligneuse du stipe est pleine.

Le *Grammatopteris Rigolotti,* B. Renault (1896. *Bass. houill. et perm. d'Autun et d'Epinac,* pl. XXX, fig. 9 et 10 et pl. XXXI, fig. 1 et 1bis) pourrait être un stipe de *Tubicaulis.* Toutefois la trace foliaire est rectiligne et non en forme de croissant, comme dans le genre *Tubicaulis.*

Le *Tubicaulis Sutcliffii,* M.-C. Stopes (1906), serait, si les données de l'auteur sont exactes, un stipe d'*Anachoropteris*

(1) Le stipe de cette espèce est mal conservé ; il ne nous paraît pas justifier les conclusions de Stenzel, qui croyait y avoir reconnu une masse ligneuse étoilée comme celle des *Asterochlœna.*

rotundata. Les figures de la fronde publiées par cet auteur, ne nous ont pas permis d'élucider cette question.

Genre DINEURON, B. Renault, 1896.

Apolaire médiane, forte et renflée en son milieu. Pas d'antennes. Renflements récepteurs, très petits ou nuls, fixés directement sur l'apolaire médiane. La masse ligneuse est ovale dans son ensemble et est creusée à chacune de ses extrémités d'une gouttière à l'intérieur de laquelle sont deux pôles fondamentaux très rapprochés l'un de l'autre. Il se forme des boucles périphériques temporaires pour l'émission des sorties.

Demi-pièce sortante, très faible, réduite à quelques éléments ligneux, formant probablement un petit arc à concavité tournée vers la pièce mère.

Caractères accessoires. — Les gros vaisseaux ligneux sont ponctués ; ceux qui composent les renflements récepteurs sont scalariformes. — Tissu fondamental à parois minces autour de la trace foliaire ; tissu fondamental sclérifié plus extérieurement.

DINEURON PTEROIDES, B. Renault.

1896. *Dineuron pteroïdes*, B. R., *Bass. houill. et perm. d'Autun et d'Epinac* (fig. 19, p. 23).

Masse ligneuse ovale, allongée, acuminée à ses extrémités. Renflements récepteurs très légèrement saillants.

Gisement : Silex d'Esnost, près d'Autun.

La préparation originale de Renault(1) porte la désignation : c. 12, B. 167, collection Renault.

Les préparations c. 64, c. 65, c. 66, boîte 11, de la collection

(1) Sur l'exemplaire de la collection Renault la différenciation de la masse ligneuse n'est pas terminée.

Roche, renferment trois sections successives dans un même pétiole de *D. pteroïdes*.

Fig. : 104 et 105, pl. XV.

DINEURON ELLIPTICUM, R. Kidston.

1908. *Dineuron ellipticum*, R. Kidston, *On a new species of Dineuron from Pettycur*. (fig. 1, 2 et 3, pl. I).

Masse ligneuse ovale, plus courte et plus trapue que chez *D. pteroïdes*..

Renflements récepteurs *non saillants*, fondus avec l'apolaire médiane ; la fonction réparatrice est assumée en quelque sorte par les extrémités de l'apolaire médiane.

Gisement : Pettycur *beds* (Fife).

Genre ASTEROCHLŒNA. Corda, 1845.

Pas de plan de symétrie accessoire.

Apolaire médiane, plus déliée que chez *Clepsydropsis*, courbée, à concavité tournée vers le stipe.

Renflements récepteurs antérieurs plus forts que les renflements postérieurs ; ils se placent dans le prolongement de l'apolaire médiane. Pas d'antennes.

Boucles périphériques permanentes, regardant la face postérieure de la fronde.

Pièce sortante ayant la forme d'un anneau fermé, qui s'échappe vers la face postérieure de la fronde, sans se couper en deux.

En quittant l'étoile ligneuse du stipe, les masses ligneuses, destinées aux frondes, ont une forme ovale et sont pourvues de deux pôles intérieurs au bois, figurant comme les deux foyers de l'ellipse.

ASTEROCHLŒNA RAMOSA, Cotta.

1832. *Tubicaulis ramosus*, Cotta. *Die Dendrolithen*. (pl. III).
1845. *Asterochlœna Cottai*, Corda. *Beiträge*.
1889. *Asterochlœna ramosa*, Stenz., *Die Gattung Tubicaulis*. (pl. III, fig. 27 à 32).

Apolaire médiane, sensiblement plus allongée et plus svelte que chez *A. laxa*. (Il faut avoir soin de choisir les frondes les plus écartées du stipe).

Frondes plus nombreuses et plus serrées autour du stipe que chez *A. laxa*.

Gisement : Tufs permiens d'Hilbersdorf, près de Chemnitz.

Originaux conservés au Musée minéralogique de Freiberg et au Musée minéralogique de Dresde.

ASTEROCHLŒNA LAXA, Stenzel.

1889. *Asterochlœna laxa*. Stenz., *Die Gattung Tubicaulis*. (pl. IV, fig. 33 à 37).

Trace foliaire, plus trapue que chez *A. ramosa*.

Frondes moins serrées autour du stipe, que chez *A. ramosa*.

Gisement : Permien moyen de Flöha et d'Hilbersdorf, près de Chemnitz ; de Neu-Paka en Bohême.

Originaux conservés au Musée de la Kunsthütte de Chemnitz et au Musée géologique de l'Université de Breslau.

Notre fig. : 81, pl. XI, représente une trace foliaire d'*A. laxa*, appartenant à une fronde encore peu éloignée du stipe.

Genre ANKYROPTERIS, Stenzel, *pars*, 1889.

Pas de plan de symétrie accessoire.

Apolaire médiane rectiligne ou bien courbée, à concavité tournée vers la face postérieure du pétiole. Quatre antennes arquées, collaborant directement à la formation de la sortie. Antennes antérieures plus fortes que les antennes postérieures.

Renflements récepteurs courts, non saillants, prolongeant exactement l'antenne. Deux *filaments*, dont la présence est caractéristique, et boucles ligneuses périphériques permanentes. Deux files de ramifications seulement.

Pièce sortante émise sous forme d'un anneau fermé, au moins chez *A. westphaliensis* et *A. corrugata*. Elle est accompagnée de deux sorties hâtives, destinées à deux aphlebia.

Masse ligneuse des rachis secondaires ressemblant plus à la pièce mère que dans tous les genres précédents ; elle se compose d'une apolaire médiane, prolongée par deux renflements récepteurs postérieurs et par deux filaments. Il n'y a pas d'antennes, ni de renflements récepteurs antérieurs.

Les masses ligneuses destinées aux rachis tertiaires sont des anneaux fermés, émis simplement aux dépens des filaments. Les renflements récepteurs postérieurs n'interviennent pas directement dans l'émission des sorties.

Caractères accessoires. — Tous les *Ankyropteris* connus ont des vaisseaux ligneux scalariformes. Tissu fondamental à parois minces enveloppant la trace foliaire. Gaîne mécanique sclérifiée très régulière. Extérieurement : tissu assimilateur et épiderme. La surface des pétioles porte des émergences ou des épines.

ANKYROPTERIS BIBRACTENSIS, B. RENAULT.

1869. *Ankyropteris bibractensis.* B.R., *Végét. silic. d'Autun*, (pl. IX).

Nous ne pouvons pas donner actuellement les caractères de cette espèce. D'après les préparations originales de Renault, la trace foliaire ressemble à celle d'*A. westphaliensis,* mais l'apolaire médiane est peu courbée et les antennes sont moins arquées que chez l'espèce westphalienne.

Gisement : Silex permiens d'Autun.

ANKYROPTERIS BIBRACTENSIS, VAR. WESTPHALIENSIS, P. BERTRAND.

1874. *Rachiopteris bibractensis,* Will., *On the organ. of the foss. pl. of the low. coal meas.* Part VI. (Pl. LVIII. fig. 49, et pl. LV, fig. 44).

1889. *Rachiopteris irregularis* ou *inœqualis*, Will., *On the organ. of the foss. pl. of the low. coal meas.* Part XVI, (Pl. VIII, fig. 28).

1889. *Zygopteris* (*Ankyropteris*) *bibractensis* Stenz., *Die Gattung Tubicaulis.*

1907. *Ankyropteris bibractensis*, P. Bertr., *C.-R. Acad. d. Sciences. Paris.* (10 juin).

Apolaire médiane épaisse, longue, fortement courbée, à concavité tournée vers le stipe. Antennes très grandes, fortement arquées, de manière que les renflements récepteurs viennent presque se toucher sur l'axe de symétrie. Les antennes antérieures sont beaucoup plus longues que les antennes postérieures.

Renflements récepteurs arrondis. Filaments très longs, composés de deux ou trois rangées de petits éléments scalariformes ; ils représentent plusieurs segments accumulés à la file et destinés à un grand nombre de sorties successives.

Mode d'émission de la sortie extrêmement compliqué : il y a formation d'*anneaux réparateurs internes* aux dépens de l'antenne antérieure. Ces anneaux internes fournissent la région centrale de l'anneau sortant définitif et servent à réparer le filament dans les intervalles très longs qui séparent les sorties. L'antenne postérieure ne collabore jamais à l'émission des sorties.

Caractères accessoires. — La surface des pétioles est garnie d'émergences pluricellulaires de nature épineuse.

Gisement : Coal-balls des *lower coal measures* d'Angleterre.

Fig. des planches IX, X et XI.

ANKYROPTERIS CORRUGATA, Williamson.

1876. *Rachiopteris corrugata*, Will., *On the org. of the foss. pl. of the low. coal meas.* Part VIII (pl. V et VI, et pl. VII, fig. 20, 23, 24).

1879. *Rachiopteris insignis*, Will., *On the org. of the foss. pl. of the low. coal meas.* (pl. XVI, fig. 19 à 22).

1906. *Zygopteris corrugata*, Scott, *On the struct. of some Carb. Ferns.*

1907. *Ankyropteris insignis*, P. B., *C.-R. Acad. d. Sciences, Paris* (10 juin).

Apolaire médiane, presque rectiligne, rectangulaire. Antennes postérieures très courtes, presque réduites à leurs renflements récepteurs. Antennes antérieures courtes également, mais plus fortes que les antennes postérieures ; elles

s'élèvent perpendiculairement aux extrémités de l'apolaire médiane et sont légèrement arquées. Filaments grêles, représentant plusieurs sorties accumulées à la file.

Anneau sortant, émis uniquement aux dépens du filament au niveau de la base de l'antenne antérieure. Les antennes ne collaborent pas à la sortie et il ne se forme pas d'anneaux réparateurs internes. — La trace foliaire, quittant le stipe, possède une masse ligneuse ovale pourvue d'un pôle intérieur au bois à chacune de ses extrémités. Elle ressemble à celle d'*Asterochlæna* quittant le stipe.

Caractères accessoires. — Cellules glandulaires dans le tissu fondamental à parois minces. La surface du pétiole porte des émergences, qui sont des épines. Les vaisseaux ligneux sont fréquemment obturés par des thylles.

Gisement : Coal-balls des *lower coal measures* d'Angleterre.

Les préparations originales du stipe d'*A. corrugata* sont conservées dans la collection Williamson au British Museum sous les numéros 245 à 255.

Planche XII.

Le *Botrychioxylon*, de M. le Dr Scott (33) serait voisin d'*A. corrugata*, il serait pourvu de bois secondaire.

ANKYROPTERIS WILLIAMSONI, P. BERTRAND.

1907. *Ankyropteris Williamsoni*, P. B., *C.-R. Acad. d. Sciences. Paris* (10 juin).

Antennes fondues avec les extrémités de l'apolaire médiane ; il semble ne pas y avoir d'antennes. La masse ligneuse étranglée en son milieu, s'évase à ses extrémités pour recevoir l'insertion de petits renflements récepteurs acuminés à leur sommet. Les renflements antérieurs sont un peu plus forts que les renflements postérieurs. Filaments grêles. Boucles périphériques réduites.

Le filament ne représente qu'une portion destinée à une seule sortie. La pièce rentrante s'attache sur toute la hauteur de la pièce mère d'un renflement récepteur à l'autre ; il en

résulte : fermeture et extinction des pôles fondamentaux de la pièce mère, qui seront remplacés par ceux de la pièce rentrante ; terminaison en cul de sac de la boucle périphérique qui sera remplacée par l'anneau rentrant.

Gisement : Shore-Littleborough (Lancashire), dans les coal-balls des *lower coal measures*.

Fig. : 66 et 67, pl. IX.

L'*Anachoropteris Decaisnei* B. Renault, (24, pl. X, fig. 1 et 2) est un stipe d'*Ankyropteris* ; sur l'un des exemplaires de Renault une fronde d'*Anachoropteris Decaisnei* est fixée accidentellement. Il provient des silex permiens d'Autun.

Le *Zygopteris Brongniarti* B. Renault, (24, pl. III, IV, V et VI) est également un stipe d'*Ankyropteris*, provenant des silex permiens d'Autun.

Le *Zygopteris* (*Ankyropteris*) *scandens* Stenzel, est un stipe d'*Ankyropteris*. On trouve ces stipes mêlés aux racines des *Psaronius* de Chemnitz et de Neu-Paka (Bohême).

Ces trois espèces se réduiront probablement à deux et peut-être à une seule.

Le *Rachiopteris Grayi* Williamson, (44, pl. I) provient des nodules à goniatites des *lower coal measures* d'Angleterre. C'est encore un stipe d'*Ankyropteris*. Sous ce nom, la collection Williamson au British Museum renferme peut-être deux espèces distinctes. Le spécimen figuré par Scott dans ses *Studies* (29, fig. 97 et 98) et par nous-même (fig. 78, pl. IX), offre quelques différences par rapport aux figures originales de Williamson.

Les quatre stipes d'*Ankyropteris*, rappelés ci-dessus offrent entre eux de grandes ressemblances. Ils ont une masse ligneuse étoilée (cycle : $\frac{2}{5}$) ; ils donnent naissance à des racines qui s'échappent horizontalement ; la surface est couverte d'écailles, pourvues chacune d'un faisceau ; ces faisceaux ont la valeur de sorties hâtives émises aux dépens des traces foliaires sortantes avant leur individualisation.

Les traces foliaires ont l'allure des traces foliaires d'*A. bibractensis* B. R. et d'*A. bibractensis*, var. *westphaliensis*, P. B. Elles sont toutes accompagnées d'un stipe axillaire.

Nous ne pouvons pas donner actuellement les caractères distinctifs de ces quatre espèces.

Genre STAUROPTERIS, Binney, 1872.

Pas d'apolaire médiane. Masse ligneuse se composant de quatre antennes arquées, fournissant à elles seules toute la sortie. Renflements récepteurs rudimentaires acuminés et rejetés en arrière. Quatre pôles fondamentaux intérieurs au bois.

Demi-pièce sortante, orientée parallèlement à la pièce mère, de structure identique à elle et accompagnée d'une sortie hâtive destinée à une aphlebia.

Les rachis de tous ordres ont deux plans de symétrie rectangulaires et se ramifient exactement comme les rachis primaires. Ils ont quatre files de ramifications.

Caractères accessoires. — Tissu fondamental sclérifié; maxima libériens offrant en général trois gros tubes criblés. Vaisseaux ligneux scalariformes. Pas de poils, ni d'épines.

STAUROPTERIS OLDHAMIA, Binney.

1872. *Stauropteris oldhamia*, Binney, *Proc. of the Manch. lit. and phil. Soc.* (vol. XI, 9 janvier).

1874. *Rachiopteris oldhamia*, Will., *On the org. of the foss. pl. of the low. coal meas.* Part VI. (pl. LIII, fig. 20 à 25; pl. LIV, fig. 25 à 27).

1886. *Rhachiopteris oldhamia*, J. Félix, *Unters ü. d. inn. Bau westf. Carb. Pfl.*

1905. *Stauropteris oldhamia*, Scott, *The sporang. of S. oldhamia.*

Masse ligneuse des rachis primaires divisée en quatre massifs par l'intercalation de tissu libérien. En général deux

des quatre pôles fondamentaux sont accompagnés de pôles sortants.

Tissu assimilateur aérifère, parfois très développé entre l'épiderme et le tissu fondamental sclérifié. Surface parfois plissée.

Gisement : Westphalien inférieur ; coal-balls d'Oldham, de Shore-Littleborough, etc. — Coal-balls de Langendreer (Zeche Vollmond) ; coal-balls de la veine *Finefrau Nebenbank* (Bassin de la Ruhr).

STAUROPTERIS BURNTISLANDICA, P. BERTRAND.

1874. *Rachiopteris oldhamia,* Will., *pars* ; *On the org. of the foss. pl. of the low. coal meas.* Part VI, page 687, en bas.

1907. *Stauropteris burntislandica,* P. B., *C.-R. Acad. d. Sciences. Paris* (8 juillet).

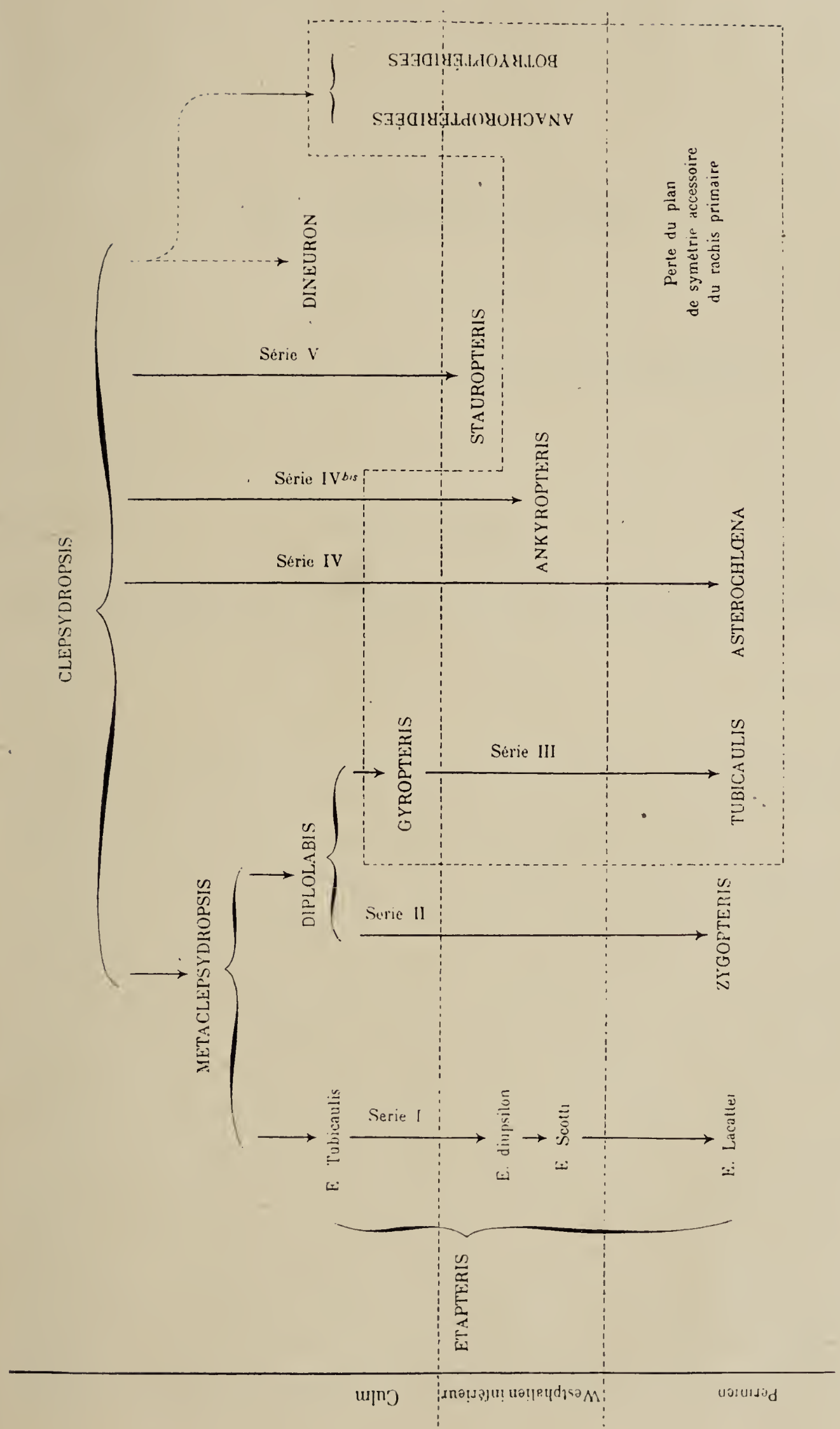
Masse ligneuse, non divisée en quatre massifs, même sur les gros rachis. Ramification lente. Forme en X ou en croix de Saint-André mieux marquée, que chez *S. odhamia.* Pôles trachéens plus voisins du bord externe des massifs ligneux que chez *S. oldhamia.*

Pas de tissu aérifère sous-épidermique.

Gisement : Culm de Burntisland (Ecosse).

Pl. VIII.

Le tableau ci-contre résume les affinités probables, que nous avons constatées entre les différents genres de la famille des Zygoptéridées. Il indique les grandes séries de la famille, ainsi que la situation probable des Anachoroptéridées et des Botryoptéridées, par rapport à elles. Il montre en outre, que l'ordre de dérivation, que nous avons établi en étudiant l'anatomie comparée de la fronde dans toute l'étendue de la famille, est complètement d'accord avec l'ordre chronologique. Enfin, il indique la tendance générale à la suppression du plan de symétrie accessoire, qui s'accuse particulièrement dans les séries III, IV et IVbis.


CLEPSYDROPSIS
METACLEPSYDROPSIS
DINEURON
DIPLOLABIS
ANACHOROPTERIDEES
BOTRYOPTERIDEES
Série V
STAUROPTERIS
Série IV bis
ANKYROPTERIS
Série IV
ASTEROCHLŒNA
GYROPTERIS
Série III
TUBICAULIS
Perte du plan
de symétrie accessoire
du rachis primaire
Serie II
ZYGOPTERIS
E. Tubicaulis
Serie I
E. diupsilon
E. Scotti
E. Lacatei
ETAPTERIS
Culm
Westphalien inférieur
Permien

QUATRIÈME PARTIE

AFFINITÉS DES ZYGOPTÉRIDÉES

CHAPITRE I.

Rapports des ZYGOPTÉRIDÉES avec les ANACHOROPTÉRIDÉES et les BOTRYOPTÉRIDÉES.

Nous nous occuperons surtout des Anachoroptéridées. Les Botryoptéridées paraissent dérivées de ces dernières et s'éloignent par conséquent davantage des Zygoptéridées.

On ne connaît, semble-t-il, que deux espèces d'*Anachoropteris*. *A. pulchra* et *A. rotundata* des sphérosidérites de Radnitz, décrits par Corda (14), représentent une seule et même espèce. Cette espèce a été retrouvée par B. Renault (24) dans les silex d'Esnost. Elle serait identique également au *Rachiopteris gleiche* des *lower coal measures* d'Angleterre, décrit par Williamson (d'après Mlle M.-C. Stopes) (39).

Renault (24) a signalé en 1869 l'existence d'un second *Anachoropteris*, *A. Decaisnei*, dans les silex permiens d'Autun. Nous avons vu que le stipe décrit sous ce nom est en réalité un stipe d'*Ankyropteris scandens*. Quant à la fronde, elle représente effectivement une espèce d'*Anachoropteris* distincte de l'*A. pulchra* de Corda. Renault n'a donné de cette fronde qu'une description sommaire et une figure tout à fait

insuffisante, fig. 7, pl. XI (25) ; sur cette figure une fronde d'*A. Decaisnei* est fixée accidentellement sur un stipe d'*Ankyropteris*.

Nous croyons utile de dire ici quelques mots de la trace foliaire de l'*A. Decaisnei* (1) pour bien faire saisir les différences qui la séparent de la trace zygoptéridienne en général et de la trace tubicaule en particulier (2).

La fronde d'*A. Decaisnei* possède une lame ligneuse unique, en forme de croissant, dont la convexité serait tournée vers le stipe (fig. 108, pl. XV et fig. 28, texte). Dans cette lame d'épaisseur à peu près uniforme sur toute son étendue, nous distinguerons : une région médiane horizontale à peine courbée, *Apl.*, pourvue à sa face antérieure de deux groupes de protoxylème Δ, et deux régions latérales dirigées verticalement et recourbées en forme de crosses vers la face postérieure de la fronde. Nous appellerons *lame ligneuse centrale*, la première région, et *pièces réceptrices* R_g et R_d, les deux autres ; celles-ci s'enroulent en spirale sur les gros rachis d'*A. pulchra*. Les deux groupes de protoxylème seront les

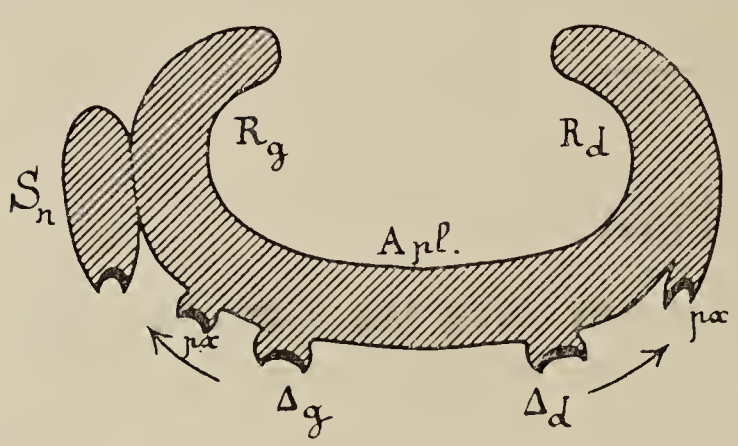


Fig. 28. — *Anachoropteris Decaisnei*, lame ligneuse d'un rachis primaire montrant l'origine des pièces sortantes.

Apl., lame ligneuse centrale.
R_g, R_d, pièces réceptrices.
Δ_g, Δ_d, pôles fondamentaux en forme de cupules.
px, éléments de protoxylème, disposés en cupule également, destinés à la pièce sortante.
S_n, pièce sortante définitive.

Les flèches indiquent le trajet suivi par les cupules sortantes le long de la base des pièces réceptrices.

---

(1) Le mode d'émission de la pièce sortante offre chez *A. pulchra* exactement le même degré de complication que chez *A. Decaisnei* ; il n'y a donc aucun intérêt à s'adresser à l'espèce la plus ancienne, pour rechercher les affinités avec les Zygoptéridées.

(2) Les caractéristiques de la trace anachoroptéridienne (et non tubicaule) ont été énoncées par MM. C.-Eg. Bertrand et F. Cornaille (**3** et **4**).

deux pôles fondamentaux (1). Extérieurement, la fronde présente une dépression longitudinale, une gouttière, à sa face antérieure, comme l'*A. pulchra* de Corda.

Nous ne connaissons pas encore de stipes d'*Anachoropteris*, sauf peut-être le *Tubicaulis Sutcliffii*, décrit par Mlle M.-C. Stopes, mais nous avons déjà dit les doutes, qui subsistent actuellement sur la détermination de ce spécimen. Nous avons annoncé d'autre part qu'il y avait des différences profondes entre la fronde des *Tubicaulis* et celle des *Anachoropteris*. Ceci nous oblige à justifier à nouveau l'orientation, adoptée depuis Corda, pour les frondes d'*Anachoropteris ;* nous rappellerons que cette orientation fut d'abord mise en doute par Renault et Brongniart ; Renault (24) s'appuyait pour la combattre sur son prétendu stipe d'*A. Decaisnei*. Plus tard (27), en 1896, il se décida à accepter les idées de Corda, en remarquant que les rachis latéraux s'insèrent toujours au voisinage de la face supérieure de la fronde ou de la feuille chez tous les végétaux. Ceci est une mauvaise raison, *puisque nous savons maintenant qu'il n'en est pas ainsi chez les Asterochlœna.*

L'orientation de la fronde des Anachoroptéridées découle simplement de la parenté bien établie de cette famille avec les Botryoptéridées ; on connaît en effet des stipes de *B. tridentata* et de *B. forensis* pourvus de leurs frondes et l'on observe que dans celles-ci les trachées sont placées à la face antérieure de la masse ligneuse, ce qui nous conduit à adopter une orientation analogue pour les frondes d'*Anachoropteris*. Nous remarquerons encore, qu'à l'inverse de ce que l'on observe sur les frondes de toutes les Fougères actuelles, la chaîne libéro-ligneuse a sa convexité tournée vers le stipe. Nous avons rencontré un phénomène analogue chez certains types de Zygoptéridées et d'autre part l'étude des Botryoptéridées

---

(1) En somme, le bois a exactement la forme d'un anneau elliptique, dont l'arc postérieur ou inférieur aurait été enlevé ; le côté antérieur ou supérieur constitue la lame ligneuse centrale ; les arcs latéraux, qui occupent les extrémités du grand axe de l'ellipse constituent les pièces réceptrices.

établit que cette famille exagère encore le caractère des Anachoroptéridées. C'est ce qui nous conduit à dire que les trois familles en question ont une *chaîne libéro-ligneuse à courbure inverse* dans leurs frondes, par opposition aux autres Fougères, qui ont une chaîne libéro-ligneuse à courbure directe.

Les deux groupes de protoxylème, placés à la face antérieure de la lame ligneuse centrale d'*A. Decaisnei*, constituent ce que nous appellerons des *pôles en cupule ;* ils forment deux larges saillies, Δ_g, Δ_d, creusées extérieurement d'une dépression ou gouttière peu profonde, qui est la cupule. Les éléments, qui bordent la cupule, sont les plus petits ; ce sont probablement des trachées ; en arrière viennent des éléments scalariformes, un peu plus grands. Enfin le reste de la masse ligneuse est constitué par des vaisseaux aréolés.

Ce qu'il y a de plus remarquable dans la trace foliaire d'*A. pulchra* et d'*A. Decaisnei,* c'est le mode d'émission des pièces sortantes.

Emission des pièces sortantes dans la fronde d'A. Decaisnei(1). — Sur une section transversale d'un rachis d'*A. Decaisnei* (fig. 108, pl. XV et fig. 28 dans le texte), on voit que les pièces sortantes s'échappent à droite et à gauche aux extrémités du grand axe de l'ellipse ; elles paraissent émises tout entières aux dépens des pièces réceptrices ; mais un examen attentif montre que les éléments de protoxylème placés à la face antérieure de la pièce sortante ont une autre origine : ils proviennent des cupules polaires.

Le pôle fondamental, Δ, c'est-à-dire la cupule polaire, bourgeonne sans interruption ; elle s'élargit puis sépare sur son côté externe une masse de petits éléments, qui constituent une petite cupule sortante, $p\,x$, analogue à la cupule dont elle est issue. Cette petite cupule se déplace en glissant le long de la base de la pièce réceptrice ; à un niveau bien déter-

(1) Les particularités de ce phénomène ont été mises en évidence pour la première fois par MM. C.-Eg. Bertrand et F. Cornaille (**3** et **4**).

miné, une fissure verticale détache de la pièce réceptrice une masse ovale de gros vaisseaux ligneux ; la petite cupule trachéenne vient se placer justement à la pointe antérieure de cette masse ovale, pour constituer avec elle la pièce sortante définitive, S_n.

Celle-ci s'éloigne parallèlement à la pièce mère ; puis elle se creuse en arrière, de manière à prendre peu à peu la forme d'un arc à convexité antérieure ; en même temps, la cupule trachéenne se divise en deux et régénère deux pôles fondamentaux. La pièce sortante revêt ainsi une structure identique à celle de la pièce mère.

La fronde des Anachoroptéridées se ramifie donc en suivant exactement les mêmes règles d'édification parallèle qui s'appliquent aux frondes ayant une chaîne libéro-ligneuse à courbure directe (voir page 87).

Dans cette fronde, la sortie se produit en deux temps ; le métaxylème et le protoxylème de la pièce sortante prennent naissance en deux régions bien distinctes de la trace foliaire : tandis que le métaxylème est émis tout entier par la pièce réceptrice, le protoxylème est fourni par la cupule polaire, située à la face antérieure de la lame ligneuse centrale. Les cordons de protoxylème, *p x*, destinés aux pièces sortantes, sont obligés de suivre un trajet oblique à la surface du pédoncule de la pièce réceptrice, pour gagner le niveau d'émission de la sortie ; nous dirons qu'il y a *translation des cupules sortantes*.

Le même phénomène s'observe chez les Botryoptéridées ; en particulier chez *B. forensis*. La lame ligneuse centrale est ici verticale ; elle est d'ordinaire soudée aux deux arcs récepteurs par son extrémité postérieure ; elle est libre au contraire à son extrémité antérieure, où se trouvent deux pôles fondamentaux ; aussi les cupules sortantes, qui s'en détachent à droite et à gauche, perdent pendant quelques instants tout contact avec les grandes lames ligneuses ; ces cupules ont un trajet considérable à parcourir ; parties du milieu de la face antérieure de la trace foliaire, elles

descendent le long du bord externe des pièces réceptrices et la pièce sortante définitive ne s'échappe qu'au voisinage de la face postérieure de la masse ligneuse. Il y a un grand nombre de groupes de protoxylème sortants accumulés à la file.

Le mode d'émission des pièces sortantes est très semblable chez les Botryoptéridées et les Anachoroptéridées. Ceci établit la parenté de ces deux familles et nous montre en même temps que nous avons affaire à des Fougères très spécialisées.

La première tâche qui s'impose à nous maintenant est de comparer les *Tubicaulis* aux *Anachoropteris*. Pour cela, il nous suffira de dresser le tableau suivant :

TUBICAULIS.	ANACHOROPTERIS.
Trace foliaire possédant une lame ligneuse en forme de croissant à convexité tournée vers le stipe, et dont les extrémités, dirigées vers la face postérieure de la fronde, sont plus ou moins recourbées en forme de crosses.	
2 renflements récepteurs.	2 pièces réceptrices.
2 pôles fondamentaux, non en forme de cupules, placés devant les renflements récepteurs; lame ligneuse centrale apolaire.	2 pôles fondamentaux, en forme de cupules, fixés directement sur la lame ligneuse centrale, qui est équivalente à l'apolaire médiane des Zygoptéridées.
Pièce sortante prenant naissance toute entière sur le renflement récepteur, à peu de distance de l'extrémité de la lame ligneuse.	Pièce sortante prenant naissance en deux temps : le protoxylème est fourni par le pôle fondamental ; le métaxylème est fourni par la pièce réceptrice.
Pièce sortante d'abord parallèle à la pièce mère, mais tournant ensuite de 90°.	Pièce sortante demeurant parallèle à la pièce mère.

Ce tableau complète nos considérations du chapitre VI sur les *Tubicaulis ;* il montre que ce genre offre dans sa trace foliaire des caractères qui le rapprochent des Zygoptéridées et qui l'éloignent en même temps des Anachoroptéridées. *Trace anachoroptéridienne* n'est pas synonyme de *trace tubi-*

caule. Bien plus, les deux types paraissent étrangers l'un à l'autre. D'une part, *Tubicaulis* ne peut pas dériver d'*Anachoropteris* par simplification du mode d'émission des pièces sortantes, car rien ne pourrait expliquer la rotation de 90° subie par ces pièces, et il est manifestement plus avantageux de considérer *Tubicaulis* comme dérivé de *Diplolabis* par l'intermédiaire de *Gyropteris*. D'autre part, *Anachoropteris* ne peut pas être dérivé de *Tubicaulis ;* il faudrait expliquer comment les pôles fondamentaux, d'abord placés devant les renflements récepteurs, sont passés tout à coup sur l'apolaire médiane et ont pris la forme en cupule ; l'ordre chronologique s'oppose aussi à cette dérivation, puisqu'il y a déjà des *Anachoropteris* dans le Westphalien inférieur et le Culm supérieur.

La trace foliaire du *Zygopteris elliptica* (rachis secondaire d'*Etapteris Lacattei*) offre plus de ressemblances avec la trace anachoroptéridienne que celle du *Tubicaulis solenites* :

Z. ELLIPTICA.	ANACHOROPTERIS.
Lame ligneuse centrale légèrement courbée, à concavité antérieure, prolongée par deux pièces réceptrices en forme de crosses, dirigées vers la face postérieure de la fronde.	Lame ligneuse centrale horizontale ou courbée à concavité postérieure, prolongée par deux pièces réceptrices en forme de crosses, dirigées vers la face postérieure de la fronde.
Deux pôles fondamentaux, fixés à la face antérieure du bois et abrités dans deux petits crochets.	Deux pôles fondamentaux fixés à la face antérieure du bois, et en forme de cupules.
Pièces sortantes parallèles à la pièce mère, naissant en une seule fois.	Pièces sortantes parallèles à la pièce mère, naissant en deux temps.

Ce tableau semble indiquer au premier abord qu'il y a de grandes analogies entre les deux traces foliaires considérées. Néanmoins, nous voyons qu'il subsiste toujours des différences profondes, dues au mode particulier de l'émission des pièces sortantes chez les *Anachoropteris*.

Ces différences apparaissent nettement quand on compare l'une à l'autre nos fig. 22 et 28 du texte.

Les crochets de *Z. elliptica* ne sont pas comparables aux cupules polaires des *Anachoropteris;* nous avons vu (3e partie, chap. III), qu'ils représentent en réalité la première ébauche de la pièce sortante, et qu'ils sont fixés à la partie antérieure de la pièce réceptrice et non pas sur l'apolaire médiane ; en aucun cas, par conséquent, il ne pourra se produire une translation des arcs sortants le long du pédoncule de la pièce réceptrice. Il est difficile de supposer dans ces conditions que les *Anachoropteris* soient dérivés des *Etapteris*, par une atrophie des pièces réceptrices antérieures atteignant le rachis primaire.

Il résulte de nos comparaisons que nous manquons de termes intermédiaires entre les Zygoptéridées et les Anachoroptéridées. Ceci n'est pas très surprenant, étant donné le degré de différenciation constaté chez chacune des deux familles. Toutefois, nous sommes en mesure d'affirmer que la première n'est pas dérivée de la seconde ; nous avons montré que toutes les séries de Zygoptéridées peuvent être rattachées à un type unique, le *Clepsydropsis antiqua,* et la trace foliaire de ce type n'apparaît nullement comme une complication de la trace anachoroptéridienne.

Par contre, il ne nous est pas défendu de considérer les Anachoroptéridées comme dérivées des Zygoptéridées. Ce que nous savons aujourd'hui des déformations de la trace foliaire chez ces dernières rend une telle dérivation, non seulement possible, mais même probable.

Nous avons en effet constaté la perte du plan de symétrie accessoire dans trois grandes séries de la famille des Zygoptéridées, savoir :

Clepsydropsis — Asterochlæna,

Clepsydropsis — Ankyropteris,

Clepsydropsis — Gyropteris — Tubicaulis.

Dans les deux dernières séries l'apolaire médiane est

courbée et sa convexité est tournée vers le stipe, dans la dernière les pièces réceptrices antérieures disparaissent complètement. En outre, la perte du plan de symétrie accessoire et l'atrophie des pièces réceptrices antérieures sont des phénomènes généraux, qui s'observent sur toutes les frondes de Zygoptéridées (sauf chez *Stauropteris*), en passant du rachis primaire au rachis secondaire, et cela à partir du *Clepsydropsis antiqua*.

Dès lors, il est clair que des modifications de même ordre ont pu se produire sur un type zygoptéridien ancien et donner naissance par un phénomène de descendance parallèle à la famille des Anachoroptéridées.

A la rigueur, ce type zygoptéridien ancien pourrait être l'*Etapteris Tubicaulis* du Culm de Falkenberg. Nous avons dit les objections qui s'opposent à une semblable dérivation ; même en admettant que la perte du plan de symétrie accessoire et l'atrophie des pièces réceptrices antérieures se produisent sur un rachis primaire, il restera toujours pour passer aux *Anachoropteris* à expliquer les pôles en cupules et la translation des cupules sortantes.

Aussi, il nous paraît préférable de remonter au moins jusqu'au *Clepsydropsis antiqua*, c'est-à-dire jusqu'aux Zygoptéridées les plus anciennes que nous connaissions et par conséquent les plus simples.

L'hypothèse la plus vraisemblable consiste selon nous à regarder la cupule polaire des *Anachoropteris*, comme équivalente à la boucle polaire des *Clepsydropsis*, au sinus polaire des *Metaclepsydropsis* et des *Dineuron* (1).

D'après cela, la lame ligneuse centrale des *Anachoropteris* serait équivalente à l'apolaire médiane des Zygoptéridées ;

---

(1) Cette hypothèse revient à homologuer les pôles fondamentaux de part et d'autre, et nous rappellerons qu'une hypothèse identique nous a constamment réussi dans l'étude des Zygoptéridées. — Les gouttières polaires de *D. ellipticum* et de *D. pteroïdes* rappellent très vivement les cupules polaires des *Anachoropteris*.

chaque cupule polaire représenterait deux renflements récepteurs rudimentaires et deux pôles fondamentaux. Quant aux pièces réceptrices des *Anachoropteris*, elles ne seraient pas comparables à celles des Zygoptéridées, elles auraient une origine toute différente.

Imaginons un type intermédiaire entre le *Clepsydropsis antiqua* et le *Dineuron pteroïdes* (fig. 29, texte). Dans la trace

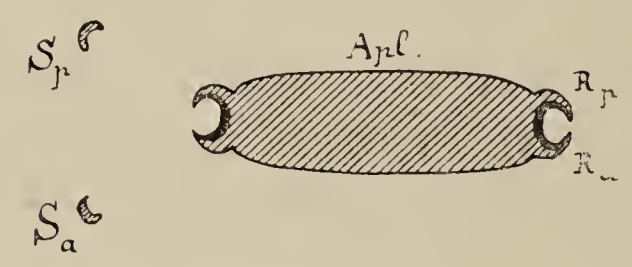


Fig. 29. — Ancêtre hypothétique des Anachoroptéridées. Lame ligneuse d'un rachis primaire.

Apl., apolaire médiane.
R_a, R_p, renflements récepteurs.
S_p, demi-pièce sortante postérieure.
S_a, demi-pièce sortante antérieure.

foliaire de ce type intermédiaire, l'apolaire médiane ne sera ni renflée, ni étranglée en son milieu ; elle aura une épaisseur uniforme sur toute son étendue ; elle présentera à ses extrémités quatre renflements récepteurs rudimentaires R. Au lieu de boucles polaires fermées comme chez *Clepsydropsis*, nous supposerons que nous avons deux petites gouttières, ouvertes latéralement et tapissées par les éléments de protoxylème ; chacune sera enfoncée entre deux renflements récepteurs. Il y aura deux plans de symétrie et quatre files de pièces sortantes ; celles-ci seront de petits arcs grêles, S, à concavité tournée vers la pièce mère comme chez *Dineuron*.

Supposons que sur cette trace foliaire hypothétique, il se produise une contraction de la face antérieure. Ceci aura

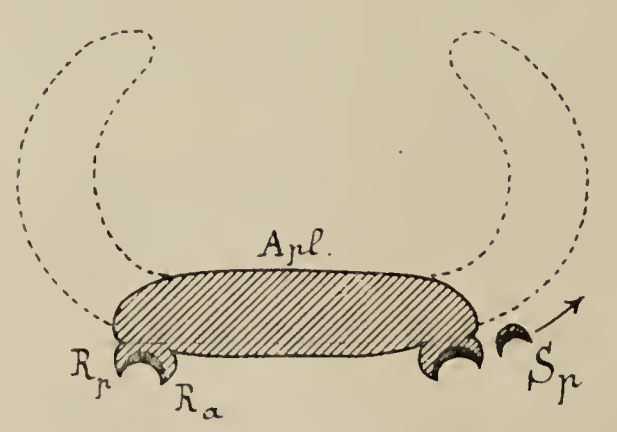


Fig. 30. — Origine des pièces réceptrices et des cupules polaires chez les Anachoroptéridées.

R_p, R_a, renflements récepteurs rudimentaires.

S_p, cupule sortante.

Apl., lame ligneuse centrale (apolaire médiane des Zygoptéridées).

Les pièces réceptrices s'établissent dans le prolongement de l'apolaire médiane en dehors des renflements récepteurs normaux de la trace zygoptéridienne.

évidemment pour effet, de ramener les sinus polaires, largement ouverts, vers la face antérieure de la fronde (fig. 30

texte); c'est le mouvement inverse de celui, qui nous a conduit de la trace foliaire des *Clepsydropsis* à celle des *Asterochlœna*. La perte du plan de symétrie accessoire sera suivie au bout de peu de temps de l'inactivité des renflements récepteurs antérieurs, lesquels étant très petits n'auront pas à disparaître ; ils font corps en quelque sorte avec les renflements postérieurs et continueront à former avec eux deux cupules polaires saillantes. Les demi-pièces sortantes postérieures S_p, seules subsistantes, demeurent parallèles à la pièce mère, comme cela se produit sur le rachis secondaire d'*E. Lacattei* (à la suite de la perte du plan de symétrie accessoire la demi-pièce sortante ne subit plus de rotation de 90°).

Chaque pièce sortante est maintenant réduite à une demi-pièce sortante, ayant la forme d'un petit arc ou d'une cupule, S_p, dont le volume est très faible, si l'on en juge d'après la trace foliaire de *Dineuron*; ceci suppose que les rachis secondaires sont peu développés.

Pour augmenter le volume des sorties, il n'y a qu'un moyen, c'est de les renforcer en arrière aux dépens de l'apolaire médiane. Cette augmentation de volume des sorties qui se produira dès que la fronde acquerra des rachis secondaires plus forts, amènera fatalement le développement de pièces réceptrices. La multiplication des sorties entraînera à son tour la translation des cupules sortantes accumulées à la file. Nous aurons réalisé ainsi une trace anachoroptéridienne.

La pièce réceptrice des *Anachoropteris* s'établirait donc dans le prolongement de l'apolaire médiane des Zygoptéridées; elle serait indépendante des pôles fondamentaux rejetés depuis longtemps vers la face antérieure. Cette pièce réceptrice est destinée à renforcer les cupules sortantes émises par le pôle fondamental.

On peut même aller plus loin et supposer que la pièce réceptrice ne s'établit pas au contact de l'apolaire médiane, mais à une certaine distance et que ce n'est que postérieu-

rement qu'elle se rattache à cette dernière. C'est du moins ce que suggère la trace foliaire du *Botryopteris forensis*.

Quoiqu'il en soit, si le mode de dérivation que nous entrevoyons est exact, il faut en conclure que les pièces réceptrices tout en jouant le même rôle, n'ont pas chez les Anachoroptéridées et les Botryoptéridées la même origine que chez les Zygoptéridées. Chez ces dernières, la pièce réceptrice est un renflement destiné à fournir la demi-pièce sortante toute entière ; elle se développe à partir du pôle fondamental aux dépens de l'extrémité de la lame ligneuse primitive ; renflement récepteur et apolaire médiane sont déjà en germe dans le type le plus simple de toute la famille, dans la trace foliaire du *Clepsydropsis antiqua*.

Au contraire chez les Anachoroptéridées, la pièce réceptrice est un système entièrement nouveau, qui se surajoute à la lame ligneuse primitive et qui paraît s'être établie en dehors d'elle, à une certaine distance des pôles fondamentaux. Chez *Anachoropteris*, les pièces réceptrices se relieront à la lame ligneuse primitive par des sortes de pédoncules. Chez *Botryopteris*, les deux pièces réceptrices apparaissent plus indépendantes de la lame ligneuse centrale.

Pour passer des Anachoroptéridées aux Botryoptéridées, il suffit de supposer qu'il se produit une contraction encore plus grande de la face antérieure de la lame ligneuse centrale ; les deux cupules polaires se rapprochent au point de se toucher sur l'axe de symétrie. En outre la lame ligneuse centrale s'étire verticalement ; les deux pièces réceptrices se disposent parallèlement à elle. Les trois lames ligneuses se soudent d'ordinaire par leurs extrémités postérieures, les extrémités antérieures demeurant libres. C'est l'image que nous offre par exemple la trace foliaire du *Botryopteris forensis*.

Conclusion. — La trace foliaire des Anachoroptéridées offre avec celle des Zygoptéridées des analogies certaines,

qui nous autorisent à affirmer la parenté de ces deux familles. Ce sont : la courbure inverse de la chaîne libéro-ligneuse, qui se retrouve chez un certain nombre de Zygoptéridées : *Tubicaulis*, *Ankyropteris*, l'existence de régions différenciées pour l'émission des sorties ou pièces réceptrices ; nous ajouterons : le petit nombre des groupes trachéens ou pôles fondamentaux et le rôle important qu'ils jouent dans l'émission des sorties.

Il est probable que les Anachoroptéridées sont dérivées des Zygoptéridées par perte du plan de symétrie accessoire et inactivité des renflements récepteurs antérieurs ; chaque cupule polaire d'*Anachoropteris* serait équivalente à deux pôles fondamentaux de *Zygopteris* très rapprochés. Toutefois les difficultés, que nous avons rencontrées, quand il s'est agi de préciser cette dérivation, nous prouvent qu'il y a déjà entre les deux familles des différences profondes, en particulier celles qui touchent l'origine des pièces réceptrices.

Les Anachoroptéridées paraissent n'avoir aucun rapport avec les *Tubicaulis*, si ce n'est les ressemblances que l'on constate parfois entre les termes de deux séries parallèles ; il convient de les en séparer. Leurs affinités avec les *Etapteris* sont également douteuses.

Il est plus vraisemblable d'admettre que les Anachoroptéridées sont dérivées d'un type zygoptéroïde hypothétique intermédiaire entre les *Clepsydropsis* et les *Dineuron*. Enfin les Botryoptéridées forment à leur tour une série parallèle aux Anachoroptéridées, dont elles dérivent par une contraction plus grande de la face antérieure de la lame ligneuse primordiale.

CHAPITRE II.

Rapports des ZYGOPTÈRIDÉES avec les FOUGÈRES, qui ont une chaîne libéro-ligneuse à courbure directe dans leurs frondes.

Il est indispensable de résumer ici brièvement quelques-uns des résultats auxquels sont arrivés MM. C.-Eg. Bertrand et F. Cornaille dans leurs études sur la trace foliaire des Filicinées actuelles (1) :

1° *Différenciation ligneuse.* — Le mode de différenciation ligneuse est constant dans toute l'étendue de la classe des Fougères actuelles. Nous voulons dire par là, que les lames ligneuses offrent chez ces plantes, tant dans la fronde que dans le stipe, un ensemble de caractères toujours les mêmes qui permettent sur une simple section tranversale de reconnaître que l'on a bien affaire à une Fougère. Nous ne nous occuperons ici que de la fronde.

Un massif libéro-ligneux de Fougère comprend en général une lame ligneuse tapissée de liber sur ses deux faces. Les pôles trachéens, c'est-à-dire les groupes de protoxylème sont placés à la face antérieure de la lame ligneuse. De chaque pôle partent en divergeant deux lignes de différenciation principales, qui s'avancent à la rencontre des lignes issues des deux pôles voisins. D'abord *centrifuge* au voisinage du pôle trachéen, chaque ligne de différenciation s'incurve ensuite et prend une direction nettement *tangentielle*. Les vaisseaux scalariformes, qui jalonnent la lame ligneuse, sont de plus en plus gros à mesure qu'on s'éloigne des pôles ; les plus gros se trouvent à mi-chemin entre deux pôles. C'est là aussi que la lame ligneuse atteint son maximum d'épaisseur.

Très fréquemment, la chaîne libéro-ligneuse se divise en un certain nombre de massifs ; on constate que les incisions se produisent toujours dans les intervalles entre deux pôles ligneux. Par des incisions répétées, la chaîne libéro-ligneuse peut se diviser en autant de massifs, qu'il y a de pôles. MM. C.-Eg. Bertrand et F. Cornaille ont appelé *divergeant* chacun de ces massifs élémentaires, composé d'un pôle trachéen, des deux lames ligneuses divergentes qui en partent, et du liber, qui les tapisse sur leurs deux faces. C'est l'unité libéro-ligneuse, la *pièce libéro-ligneuse élémentaire*, la plus simple que l'on puisse trouver, semble-t-il, chez les Fougères actuelles.

Le divergeant ainsi défini existe aussi bien chez les Fougères, qui ont une chaîne libéro-ligneuse continue dans leurs frondes (Osmondes), que chez celles qui ont une chaîne discontinue (*Cyathœa*, Marattiées). Les seules variations, que l'on constate, résident dans la forme et le développement plus ou moins considérable des deux lames ligneuses divergentes : *des deux ailes du divergeant*.

Il est important de remarquer que ces deux ailes sont très malléables, c'est-à-dire susceptibles d'offrir des variations très étendues. Tantôt elles sont rabattues en avant, de sorte que la chaîne libéro-ligneuse présente une série d'ondulations; dans certains cas les deux ailes peuvent venir se rencontrer devant le pôle trachéen, qu'elles enferment à l'intérieur du bois (*divergeant fermé direct*) ; tantôt au contraire, elles sont rejetées vers la face postérieure de la fronde et elles peuvent se fondre en une seule masse, située en arrière du pôle (*divergeant fermé inverse*) ; tout le bois paraît alors avoir un développement centrifuge.

Ceci montre que le divergeant n'est nullement une forme rigide. D'ailleurs dans toutes les frondes, on constate, qu'un même cordon libéro-ligneux est à l'état de divergeant fermé au voisinage du stipe et sera plus haut à l'état de divergeant ordinaire.

On en a conclu pendant longtemps que la différenciation

ligneuse était essentiellement variable chez les Fougères, qu'elle n'obéissait à aucune règle. En réalité il n'en est rien ; à la condition de donner à leur pièce libéro-ligneuse élémentaire une définition assez souple, on réussit à englober tous les exemples possibles dans un même énoncé, et l'on constate que les Fougères possèdent sous ce rapport des caractères, qui n'appartiennent qu'à elles.

Une des variantes les plus répandues chez les Fougères actuelles est le divergeant asymétrique, c'est-à-dire avec une aile très développée et l'autre très courte, pouvant même se réduire à zéro.

2° *Courbe.* — Si l'on examine une section transversale d'un pétiole de Fougère, on constate que les massifs libéro-ligneux sont distribués suivant une certaine courbe ; les massifs peuvent être isolés les uns des autres ou unis en une *chaîne* unique, ou en plusieurs chaînes partielles ; mais ceci n'influe en aucune façon sur l'appréciation de la forme générale de la courbe, puisque nous savons qu'au fond chaque chaîne est composée des mêmes pièces élémentaires, *des mêmes divergeants.*

Les variations de la courbe décrite par la trace foliaire, jointes au nombre des divergeants qu'elle contient, peuvent servir à distinguer différents groupes parmi les Fougères, et ces groupes cadrent à peu près exactement dans leurs grandes lignes avec les divisions généralement admises. Bien entendu, il arrive, qu'un même type de trace foliaire peut se trouver réalisé dans deux séries très éloignées ; il suffit pour cela qu'il se présente des phénomènes de parallélisme analogues à ceux que nous avons observés chez les Zygoptéridées. C'est affaire à l'anatomiste de faire preuve dans ces cas là de prudence et de discernement. Nous sommes loin aujourd'hui de l'affirmation, tant de fois répétée, qu'une classification des Fougères d'après les caractères de leurs traces foliaires était impossible. La classification des Zygoptéridées, que nous avons esquissée dans les pages précédentes, est un

argument de plus en faveur de l'emploi des nouvelles méthodes.

MM. C.-Eg. Bertrand et F. Cornaille ont reconnu que les traces foliaires de toutes les Fougères vivantes, pouvaient se ramener à un petit nombre de formes. Nous nous bornerons à étudier rapidement quelques exemples, dont la connaissance nous est nécessaire pour apprécier leurs affinités avec les Zygoptéridées.

Premier exemple : *La trace Osmondéenne.* — Elle présente une lame ligneuse unique pliée longitudinalement, de manière à constituer une gouttière à peu près hémicylindrique, dont la concavité regarde la face supérieure de la fronde (fig. 31 du texte).

En section transversale, nous avons un arc ligneux, tapissé de liber sur ses deux faces ; cet arc a la forme d'un

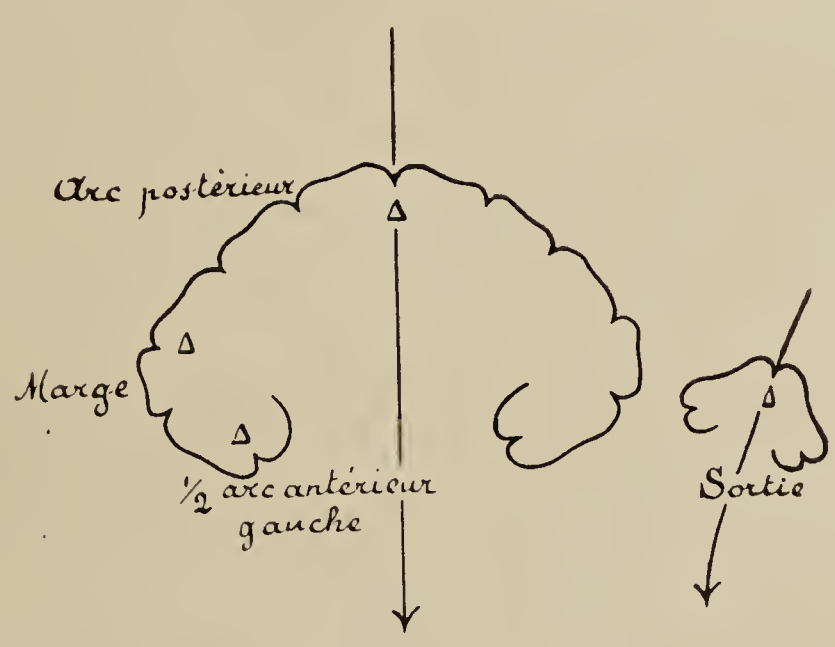


Fig. 31. — Schéma d'une trace foliaire d'Osmonde.
Δ, Δ, pointements trachéens.

demi-cercle, dont la concavité est tournée vers le stipe : les extrémités antérieures de l'arc sont rabattues vers l'intérieur et s'enroulent en forme de crosses. Les pôles trachéens sont distribués très régulièrement à la face antérieure de l'arc ligneux, c'est-à-dire sur toute sa concavité. Il n'y a pas de trachées sur le côté convexe, ni aux extrémités de l'arc

ligneux ; les deux divergeants, qui constituent les extrémités de la chaîne, ont chacun une aile libre.

Les sorties, c'est-à-dire les masses libéro-ligneuses destinées aux rachis secondaires, prennent naissance latéralement au niveau où les bords de la trace foliaire commencent à se recourber vers l'intérieur pour former les crosses. En ce point l'arc ligneux dessine une boucle ; celle-ci renferme un ou plusieurs groupes trachéens issus des deux pôles les plus voisins. La boucle se détache de l'arc ligneux et constitue un anneau tapissé de liber à l'intérieur et à l'extérieur. Bientôt cet anneau s'ouvre à sa face antérieure ; la pièce sortante prend finalement un aspect identique à celui de la trace foliaire, qui l'a émise (fig. 31).

Nous adopterons la terminologie proposée par MM. C. Eg. Bertrand et F. Cornaille pour désigner les diverses régions d'une trace foliaire. Nous appellerons :

Marges (1), les régions de la trace foliaire, qui donnent naissance aux sorties. Il y a une marge droite et une marge gauche.

Arc postérieur, toute la portion de la chaîne libéro-ligneuse, située en arrière ou en-dessous des marges.

Arc antérieur, toute la portion de la chaîne située en avant ou au-dessus des marges.

Dans la trace osmondéenne, l'arc postérieur est continu, mais présente sur ses flancs deux dépressions légères ; l'arc antérieur est ouvert en avant ; il y a un demi-arc antérieur droit et un demi-arc antérieur gauche.

En outre pour plus de précision, nous appellerons *plis antérieurs*, les portions de la chaîne libéro-ligneuse, qui forment la jonction de l'arc postérieur avec les demi-arcs antérieurs.

Nous remarquerons, que les diverses régions de la pièce

---

(1) M. H. Matte a désigné à tort sous le nom de *marges*, les extrémités de la trace foliaire. (*Recherches sur l'appareil libéro-ligneux des Cycadacées.* Mém. Soc. Linn. de Normandie. — T. XXII, 2e série, 6e vol.).

sortante sont émises aux dépens des régions de même nom de la pièce mère : l'arc postérieur de la pièce sortante s'attache en effet sur l'arc postérieur de la trace foliaire, les deux demi-arcs antérieurs s'attachent sur le demi-arc antérieur droit ou gauche.

L'axe de symétrie de la pièce sortante est parallèle à celui de la pièce mère, ou plus exactement converge avec lui au centre du stipe.

Si à cette trace foliaire nous voulons comparer celle du *Tubicaulis Solenites*, nous placerons, sur cette dernière, les marges au niveau des deux pôles fondamentaux ; et nous serons conduits à appeler *arc postérieur* l'apolaire médiane *qui est en avant* et *demi-arcs antérieurs* les deux renflements récepteurs qui sont rejetés *en arrière*. Nous lirions la trace anachoroptéridienne d'une façon analogue. Ce résultat provient de ce que la trace foliaire des *Tubicaulis* et celle des *Anachoropteris* ont une *courbure inverse* de celle des Fougères actuelles.

Deuxième exemple : La trace Cyathéenne (*Cyathœa medullaris*).— La chaîne libéro-ligneuse tend à se diviser en autant de massifs, qu'il y a de divergeants. Si nous repèrons d'abord la position des marges par comparaison avec la trace

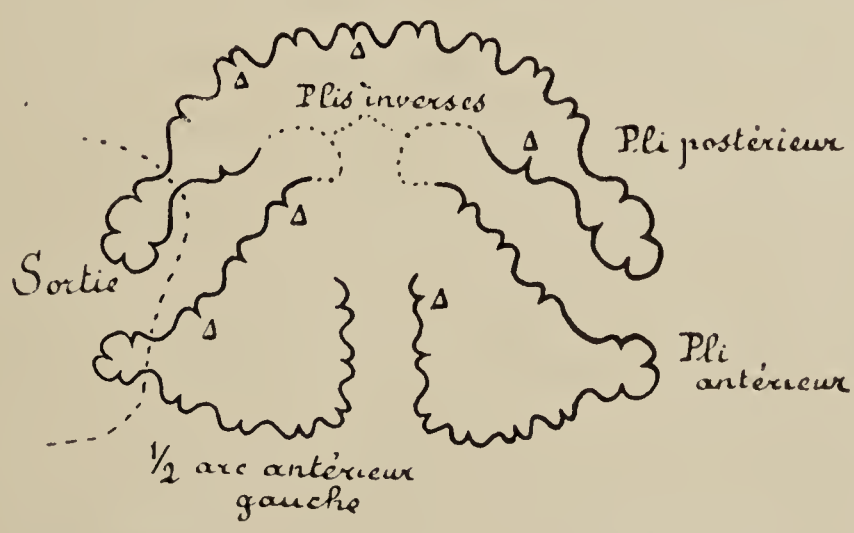


Fig. 32. — Schéma d'une trace foliaire de *Cibotium regale*.
Δ, Δ, pointements trachéens.

osmondéenne, nous distinguerons encore un arc antérieur et un arc postérieur (fig. 32 du texte). Le premier est divisé

en deux demi-arcs, qui se recourbent vers l'intérieur pour former deux crosses comme chez l'osmonde ; au contraire l'arc postérieur paraît assez différent de celui de l'osmonde ; Il est affecté ici par deux doubles plis longitudinaux. Chaque *double pli* se décompose en un *pli direct* ou *pli postérieur*, qui rejette vers l'intérieur une certaine portion de l'arc postérieur, et en un *pli inverse* qui ramène le prolongement de l'arc postérieur vers la marge. Au niveau du pli inverse, on observe une lacune, parfois assez considérable, dans la chaîne.

Les deux dépressions légères, que nous avons signalées sur les flancs de l'arc postérieur dans la trace osmondéenne, représentent les doubles plis.

La pièce sortante dans la trace cyathéenne peut être émise uniquement aux dépens de la marge, comme chez les Osmondacées. C'est ce qui se présente pour certaines formes de cette trace : pour *Dicksonia antartica* par exemple, chez lesquelles le double pli de l'arc postérieur est peu accusé.

Cependant chez la plupart des formes, le pli direct (ou pli postérieur) donne naissance à une boucle, qui se détache et vient s'accoler à la boucle émise normalement par le *pli antérieur*, pour constituer la pièce sortante définitive. Nous voyons qu'il y a ici en réalité extension de la marge. Ce que nous devons appeler *marge*, conformément à la définition que nous avons donnée de ce mot, page 244, comprend non seulement le point de jonction de l'arc antérieur et de l'arc postérieur, mais encore le sommet du pli direct de l'arc postérieur.

Nous apercevons aisément les avantages de ce dispositif ; d'une part, le double pli permet d'intercaler un plus grand nombre de massifs libéro-ligneux sur l'arc postérieur ; d'autre part, l'intervention du pli postérieur dans l'élaboration des sorties permet d'augmenter le volume de celles-ci.

Sur les réduites, c'est-à-dire sur les rachis d'ordre supérieur de la fronde, on constate que le double pli s'efface de plus en plus ; le pli direct cesse de prendre part à l'élaboration des

sorties, qui sont alors émises exactement comme chez l'Osmonde. La marge simple est réduite ici au pli antérieur, alors que sur les gros rachis la marge complexe intéresse à la fois le pli antérieur et le pli postérieur.

Nous voyons que dans la trace cyathéenne la pièce sortante continue de s'édifier le plus semblablement possible à la pièce mère. Toute sa moitié postérieure, c'est-à-dire toute la portion de l'arc postérieur comprise entre les deux plis inverses, est fournie par le pli direct de la pièce mère ; toute la moitié antérieure de la pièce sortante au contraire, est fournie par le pli antérieur de la trace foliaire du rachis primaire.

Les frondes de Fougères suivent donc rigoureusement les deux règles d'édification parallèle que nous avons déjà énoncées plusieurs fois :

Première règle. — Dans toute fronde ou feuille, les rachis latéraux s'orientent parallèlement au rachis primaire qui les porte.

Deuxième règle. — Les pièces sortantes s'édifient le plus semblablement possible à la trace foliaire normale ; les différentes régions de la pièce sortante tendent d'une façon générale à s'attacher sur les régions homologues de la pièce mère.

Troisième exemple. — La trace Onocléenne. — Nous pouvons la considérer comme dérivée de la trace cyathéenne par réduction du nombre des divergeants. Elle comprend seulement quatre divergeants : deux pour l'arc postérieur et deux pour l'arc antérieur, ou encore un divergeant pour chaque pli postérieur et un pour chaque pli antérieur. Ces divergeants présentent cette particularité d'avoir une aile libre très courte, tandis que l'aile par laquelle ils sont unis deux à deux est très développée. C'est sur ces ailes très développées que se produisent les plis inverses. C'est là un caractère de la trace foliaire des Polypodiacées.

Mais la trace onocléenne est une trace polypodiacéenne réduite ; la portion de l'arc postérieur comprise entre les plis inverses est réduite à deux divergeants au lieu d'en présenter cinq ou six, comme cela a lieu chez *Blechnum* ou *Polypodium*.

L'arc antérieur et l'arc postérieur sont coupés par deux larges incisions médianes, qui partagent toute la trace foliaire en deux moitiés symétriques. Les doubles plis de l'arc postérieur sont fortement marqués ; la marge peut être simple, c'est-à-dire réduite au pli antérieur ou complexe, c'est-à-dire augmentée du pli direct. Dans ce cas, les deux pôles trachéens du même côté prennent part à la sortie.

Comme cas particulier de la trace onocléenne, nous étudierons la trace foliaire de l'*Asplenium laserpitifolium ;* les deux plis inverses se soudent ici l'un à l'autre sur la ligne médiane ; il en résulte un massif libéro-ligneux complexe, commandé par 4 pôles trachéens, que MM. C.-Eg. Bertrand et F. Cornaille ont appelé *quadruple* (2) ; un quadruple est composé en réalité de quatre divergeants ; ici ces quatre divergeants constituent une chaîne à courbure directe. De plus, tous quatre atteignent sensiblement le même degré de développement. Il en résulte que la trace foliaire revêt dans son ensemble la forme d'un X à branches égales, comme si elle possédait deux plans de symétrie rectangulaires, à l'exemple de la trace zygoptéridienne (fig. 33 du texte). Chose curieuse, il se forme même sur cette trace une apolaire médiane.

Mais le mode d'émission des pièces sortantes demeure le même que dans la trace onocléenne ou que dans la trace cyathéenne ; la sortie intéresse ici uniquement les extrémités antérieures de la chaîne libéro-ligneuse. Les pièces sortantes demeurent parallèles à la pièce mère et très semblables à elle. Malgré les apparences contraires, la trace foliaire de l'*Asplenium laserpitifolium* n'a donc qu'un plan de symétrie principal ; elle n'a pas de plan de symétrie accessoire.

C'est ici le lieu de comparer la trace foliaire du *Diplolabis Römeri* à celle de l'*Asplenium laserpitifolium* (fig. 18 et 33,

texte). Si l'on se bornait à comparer entre elles deux sections transversales prises au hasard, on ne pourrait qu'être frappé de la ressemblance qu'elles présentent; on serait conduit

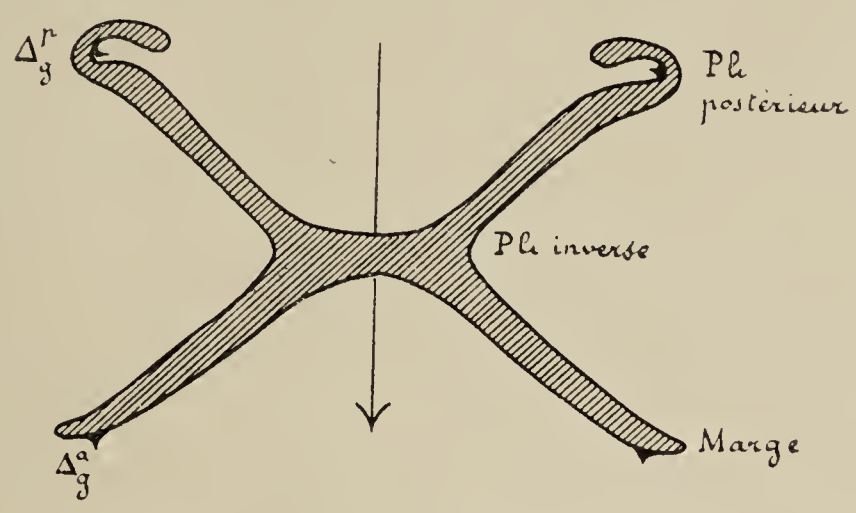


Fig. 33. — Schéma d'une trace foliaire d'*Asplenium laserpitifolium*, d'après une préparation faite par B. Renault en vue de comparer les *Diplolabis*, aux Fougères actuelles. Le contour des lames ligneuses est seul indiqué.

Il n'y a pas de plis antérieurs ; les demi-arcs antérieurs sont ici réduits chacun à l'aile de divergeant qui suit le pôle marginal ; ils sont placés dans le prolongement de l'arc postérieur.

Δ, Δ, pôles trachéens.

Par suite de l'union des deux plis inverses sur l'axe de symétrie, il s'est formé un quadruple ; la région centrale de ce quadruple est une véritable apolaire médiane.

infailliblement à orienter la première trace parallèlement à la seconde, c'est-à-dire avec les trachées situées à la face interne des lames ligneuses et regardant l'axe de symétrie principal. Mais l'examen des sorties chez le *Diplolabis Römeri* montre que cette trace doit être orientée d'une façon toute différente : les trachées sont en effet placées sur la face externe des lames ligneuses, elles regardent l'axe de symétrie droite-gauche. Nous savons que chez *Diplolabis* la marge est complexe, qu'elle englobe les deux pôles trachéens du même côté ; nous savons aussi que la pièce sortante n'est pas parallèle à la pièce mère ; elle subit une rotation de 90°, et elle se divise en deux demi-pièces, attestant l'existence d'un plan de symétrie accessoire.

Nous avons remarqué en outre que ces pièces sortantes ont une structure toute différente de la pièce mère ; il semble que sur ces pièces sortantes, il se produise une contraction

de la face antérieure, qui ramène très en avant les deux branches postérieures de l'X, de manière à donner à l'ensemble l'aspect d'une chaîne à courbure directe. Ceci nous montre que pour passer théoriquement du *Diplolabis Römeri* à l'*Asplenium laserpitifolium*, il faudrait commencer par couper la trace foliaire en deux suivant son axe de symétrie principal, puis faire tourner les deux moitiés en sens contraire de 180°, et les accoler enfin par leurs milieux. Ces considérations nous autorisent à présenter l'énoncé suivant :

La trace foliaire de Diplolabis Römeri est un quadruple de divergeants unis en une chaîne à courbure inverse, et nous étendrons le même énoncé à la trace zygoptéridienne en général, car nous avons constaté, que toujours, il fallait une contraction considérable de sa face antérieure pour lui communiquer un facies de chaîne à courbure directe.

Quelles relations existe-t-il donc entre les Zygoptéridées et les Fougères possédant une chaîne à courbure directe dans leurs frondes (c'est-à-dire *Pecopteris* et Fougères actuelles)?

Pour répondre à cette question, nous devons envisager deux points : *le mode de différenciation ligneuse dans la fronde et la courbure de la chaîne libéro-ligneuse.*

Sur le premier point, nous pouvons répondre que d'une façon générale, le mode de différenciation ligneuse est déjà dans la fronde des Zygoptéridées, le même que chez les Fougères actuelles. Il suffit de citer quelques exemples :

La trace foliaire du *Diplolabis Römeri* se compose de *quatre divergeants* ; chacun possède une *aile libre très courte,* c'est celle sur laquelle s'attache la demi-pièce sortante, et une *aile très développée,* c'est l'antenne.

La trace foliaire d'*Ankyropteris westphaliensis* se compose de même de *quatre divergeants,* et chacun a une *aile courte* sur laquelle s'attache non plus la pièce sortante, mais ce qui revient au même le filament, et une *aile très développée,* qui est l'antenne. Ces divergeants sont d'ailleurs bien conformes à la définition de la page 241.

Sur la trace foliaire d'*Etapteris Scotti*, chaque pièce réceptrice proprement dite représente un *divergeant fermé inverse*.

La trace foliaire du *Stauropteris oldhamia* se compose de *quatre divergeants fermés directs* (voir fig. 24, page 169).

Sur les rachis secoudaires de *Metaclepsydropsis* et de *Diplolabis*, la chaîne libéro-ligneuse est composée de *quatre*

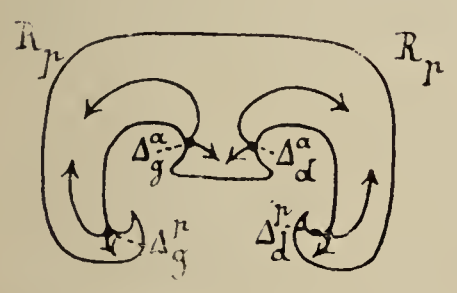


Fig. 34. — Schéma de la lame ligneuse d'un rachis secondaire de *Metaclepsydropsis* ou de *Diplolabis*, montrant les quatre divergeants dont elle est composée.
R_p, R_p, renflements récepteurs postérieurs.
Δ^p_g, Δ^p_d, pôles fondamentaux postérieurs.
Δ^a_g, Δ^a_d, pôles fondamentaux antérieurs.
Les flèches indiquent les lignes de différenciation ligneuse.

divergeants, qui sont, en allant de gauche à droite (fig. 34 du texte) :

1. Divergeant à aile gauche libre courte, à aile droite développée.
2. Divergeant à aile gauche développée, à aile droite réduite.
3. Divergeant à aile gauche réduite, à aile droite développée.
4. Divergeant à aile gauche développée, à aile droite libre courte.

Les divergeants 1 et 4 (Δ^p_g et Δ^p_d) correspondent aux pièces réceptrices postérieures. Les divergeants 2 et 3 (Δ^a_g et Δ^a_d) correspondent aux pièces réceptrices antérieures rudimentaires.

Ce dernier exemple est intéressant ; il montre que chez les Zygoptéridées, *la différenciation ligneuse est centrifuge et tangentielle ; les pôles occupent la face antérieure des lames ligneuses.*

Les formes de divergeants que nous rencontrons chez les Zygoptéridées, rappellent donc tout à fait celles qui existent chez les Fougères actuelles.

Il importe toutefois de remarquer que chez les Zygoptéridées le divergeant n'a pas encore atteint comme pièce libéro-ligneuse élémentaire le degré d'individualisation auquel il s'élève chez les Fougères actuelles. Le quadruple d'*Asplenium* nous apparaît comme une réduite particulière d'une chaîne libéro-ligneuse, composée d'un grand nombre de divergeants, et nous pourrions augmenter le nombre de ces divergeants sans enlever à la trace ses caractères essentiels. Il n'en est pas de même dans la trace zygoptéridienne ; ici les quatre divergeants sont dans une étroite dépendance vis-à-vis les uns les autres ; tout divergeant est fatalement accompagné de trois autres symétriquement placés et de *trois seulement*. On ne saurait en augmenter le nombre sans modifier profondément les caractères de la trace toute entière (1). Cela tient à ce que la trace zygoptéridienne primitive, loin d'avoir possédé un plus grand nombre de divergeants, n'en a jamais eu plus de quatre, et semble même avoir été encore plus simple.

Nous avons observé en effet, que la trace foliaire du *Clepsydropsis antiqua* au lieu de quatre pôles fondamentaux nous offre *deux ellipses polaires*, c'est-à-dire deux courbes fermées, intérieures au bois, sur lesquelles les trachées seraient disséminées. Si nous voulions chercher ici quelle est la pièce libéro-ligneuse élémentaire, nous serions obligé de prendre soit une demi-trace de *Clepsydropsis*, soit la trace toute entière ; notre unité serait bien différente du divergeant des Fougères actuelles. Cela veut dire que les *Zygoptéridées les plus anciennes nous offrent probablement un mode de différenciation ligneuse que nous ne connaissions pas encore.*

Les Zygoptéridées plus récentes se rapprochent déjà des Fougères actuelles par leur mode de différenciation ligneuse. Elles en diffèrent toutefois par l'existence dans leurs frondes d'apolaires très développées, c'est-à-dire de lames ligneuses,

(1) Nous avons remarqué que c'était un caractère général de la trace foliaire chez les Inversicaténales de n'avoir que deux ou quatre pôles fondamentaux (voir page 199).

dépourvues de trachées, et de formes très caractéristiques. Les Fougères actuelles ne possèdent pas en général d'apolaires dans leurs frondes (1), elles en ont par contre dans leurs stipes ; mais les apolaires des stipes sont des masses réparatrices, elles interviennent directement dans l'élaboration des masses sortantes destinées aux frondes; les apolaires de la fronde des Zygoptéridées n'interviennent pas directement dans l'élaboration des sorties ; ce sont les antennes et les renflements récepteurs qui sont chargés de ce soin.

Le second point que nous avons à examiner est *la courbure de la chaîne libéro-ligneuse.*

Il résulte des considérations précédentes (comparaison de *D. Römeri* à *A. laserpitifolium*, etc.), que les quatre divergeants de la trace zygoptéridienne sont unis en une *chaîne à courbure inverse*, c'est-à-dire très différente de ce que nous trouvons chez les Fougères actuelles. Ceci est vrai pour les rachis primaires de toutes les Zygoptéridées et en outre pour les rachis de tous ordres des *Stauropteris*. La courbure de la trace foliaire s'accompagne naturellement d'un mode de ramification tout différent de celui des Fougères actuelles. C'est ce que nous avons appelé *l'édification rectangulaire.*

Néanmoins, on peut se demander s'il n'est pas possible de passer du premier type au second, par contraction de la face antérieure de la trace foliaire. Cette hypothèse est justifiée par ce fait que sur les rachis secondaires de toutes les Zygoptéridées, à l'exception de ceux des *Stauropteris*, la trace foliaire par contraction de sa face antérieure se transforme effectivement en une chaîne à courbure directe. Ces rachis secondaires abandonnent de plus en plus les règles de l'édification rectangulaire, pour suivre celles de l'édification parallèle.

Nous sommes conduits à penser que la même modification

---

(1) La trace foliaire d'*Asplenium laserpitifolium* n'en est que plus remarquable à cet égard ; elle offre en son centre une véritable apolaire médiane.

atteignant le rachis primaire pourrait donner naissance à une famille de Fougères possédant une chaîne libéro-ligneuse à courbure directe dans toute l'étendue de leurs frondes.

Les rachis secondaires des *Diplolabis* et des *Metaclespsydropsis* sont particulièrement intéressants à cet égard (1). Cependant, pour une semblable dérivation, il nous paraît préférable de remonter jusqu'à la trace foliaire du *Clepsydropsis antiqua*. Nous savons que sur les rachis secondaires, cette trace se présente sous la forme d'une chaîne à courbure directe fermée en avant ; les trachées sont distribuées sur le contour interne de l'anneau ligneux ; elles ne sont probablement pas encore localisées en des points définis comme pôles ligneux. Nous avons ici l'amorce d'un arc postérieur, d'un arc antérieur et de marges, tels que nous les connaissons dans les traces foliaires à courbure directe ; par sa très grande simplicité, ce type de trace se prêterait à toutes sortes de transformations (2).

Il ne nous convient pas d'insister davantage sur ce sujet, destiné à rester purement hypothétique, tant que nous n'aurons pas découvert de types intermédiaires entre les Zygoptéridées et les Fougères à courbure directe. Les *Pecopteris* (nous voulons dire les traces foliaires de *Psaronius*), ne semblent pas malheureusement jusqu'ici devoir nous fournir ces types intermédiaires.

En résumé :

1° Les Zygoptéridées sont des Fougères ; elles méritent d'être rangées dans cette classe, parce que leur mode de

---

(1) Les traces foliaires de *Gyropteris* et de *Tubicaulis* pourraient également se transformer en chaînes à courbure directe, si les antennes postérieures se rabattaient vers la face postérieure de la fronde. Ceci serait surtout possible avec les *Tubicaulis* à trace foliaire courte et peu courbée (*T. dubius, Grammatopteris Rigolotti,* si tant est que ce dernier soit vraiment un *Tubicaulis*).

(2) Ce n'est guère que chez les Hyménophyllacées, que l'on trouve une forme de trace foliaire se rapprochant de celle du rachis secondaire de *C. antiqua* [Voir L. A. Boodle (**12**) et C. Eg. Bertrand et F. Cornaille (**1**)].

différenciation ligneuse, tout en offrant des caractères plus primitifs, se relie étroitement à celui des Fougères actuelles.

2° La trace foliaire des Zygoptéridées offre un caractère : *courbure inverse de la chaîne libéro-ligneuse*, qui les sépare profondément des Fougères actuelles et les place au voisinage des Anachoroptéridées et des Botryoptéridées.

3° Il est possible que les Fougères possédant une chaîne à courbure directe dans leurs frondes dérivent des Zygoptéridées par une contraction de la face antérieure de la trace foliaire. Mais nous ne possédons jusqu'ici aucune preuve de cette dérivation.

CHAPITRE III.

Origine des ZYGOPTÉRIDÉES.

L'étude des Zygoptéridées nous a révélé trois caractères essentiels de leurs frondes :

1. L'existence de deux plans de symétrie rectangulaires, qui donne à la fronde les apparences d'un axe.

2. L'orientation singulière des rachis secondaires, qui sont tournés de 90° par rapport au rachis primaire qui les porte.

3. La contraction de la face antérieure de la pièce sortante.

Ces trois caractères existent déjà chez les *Clepsydropsis*, qui sont les Zygoptéridées les plus anciennes que l'on connaisse. Le troisième caractère, il est vrai, paraît relativement récent par rapport aux deux autres : il semble que les *Clepsydropsis* soient dérivés eux-mêmes d'un type plus ancien, chez lequel les rachis latéraux auraient eu une structure identique à celle du rachis primaire. Dans la fronde de ce type hypothétique, *les rachis d'ordre $n + 1$ conserveraient les apparences d'un axe, ils auraient une masse libéro-ligneuse en forme de clepsydre ; ils seraient tournés de 90° par rapport aux rachis d'ordre n qui les portent* (fig. 36 du texte).

En un mot, la fronde nous offrirait dans toutes ses parties, les caractères de l'*édification rectangulaire*, que nous signalions déjà, 3e partie, ch. V, page 179.

Bien que nous ne connaissions jusqu'ici aucune plante semblable, nous allons montrer par le raisonnement que des types analogues ont pu réellement exister ; nous les désignerons pour plus de commodité par le nom d'*Eoclepsydropsis*.

Lorsqu'on examine pour la première fois une fronde de

Clepsydropsis antiqua, tout en étant prévenu que l'on a affaire à un type très ancien et très primitif, on s'attend naturellement à la voir se ramifier suivant les règles de l'édification parallèle, parce que ce sont ces règles qui gouvernent l'organisation de l'appendice chez nos plantes actuelles. La trace foliaire du *C. antiqua* est, nous le savons, une trace en clepsydre par excellence, c'est-à-dire qu'elle se compose essentiellement d'une lame ligneuse, horizontale, légèrement déprimée en son milieu et terminée par deux boucles périphériques. Si la fronde était bâtie suivant les règles de l'édification parallèle, chaque boucle périphérique donnerait naissance à des anneaux ligneux fermés, comme cela se produit en effet, sur le rachis primaire de *C. antiqua;* seulement, plus tard, ces anneaux s'aplatiraient horizontalement et non verticalement ; ils s'étrangleraient un peu en leur milieu et reproduiraient des clepsydres analogues à la pièce mère et *parallèles à elle* (fig. 35 du texte).

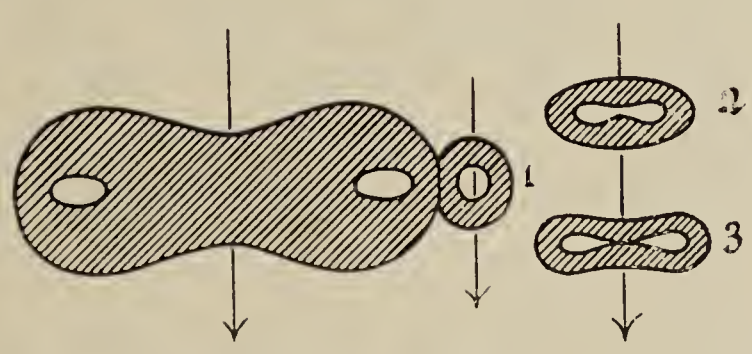


Fig. 35. — Ce que serait la ramification de la fronde des *Clepsydropsis*, si le rachis primaire possèdait une édification parallèle.

1, 2, 3, Etats successifs de l'anneau ligneux sortant.

L'anneau ligneux sortant s'aplatit et régénère une clepsydre parallèle et identique à la pièce mère.

Ce mode de ramification serait très simple et pourrait au besoin être considéré comme dérivé du mode de ramification par dichotomie, si fréquent chez les plantes anciennes. On imagine de même très aisément une dichotomie se produisant sur la pièce mère : la clepsydre se couperait en deux par le milieu et chacune des moitiés régénérerait une boucle périphérique à son extrémité.

Or, on ne voit rien de tout cela sur le rachis primaire du

Clepsydropsis antiqua (voir fig. 15 et fig. 16, page 127) : ni ramification parallèle, ni dichotomie simple (1). *Il faut en conclure que la conception que nous avons de la structure de l'appendice, feuille ou fronde, chez les plantes actuelles est inapplicable aux Zygoptéridées.* Il nous apparaît maintenant que l'édification rectangulaire est un caractère fondamental, primordial de leurs frondes, qui, bien loin de s'affaiblir en remontant dans la série, doit au contraire, devenir de plus en plus prépondérant ; ceci nous conduit précisément à imaginer les *Eoclepsydropsis*, chez lesquels la contraction de la face antérieure de la trace foliaire sur les rachis latéraux n'aurait pas encore défiguré en partie l'édifice rectangulaire (fig. 36 du texte). Ce qui justifie aussi l'invention d'un type

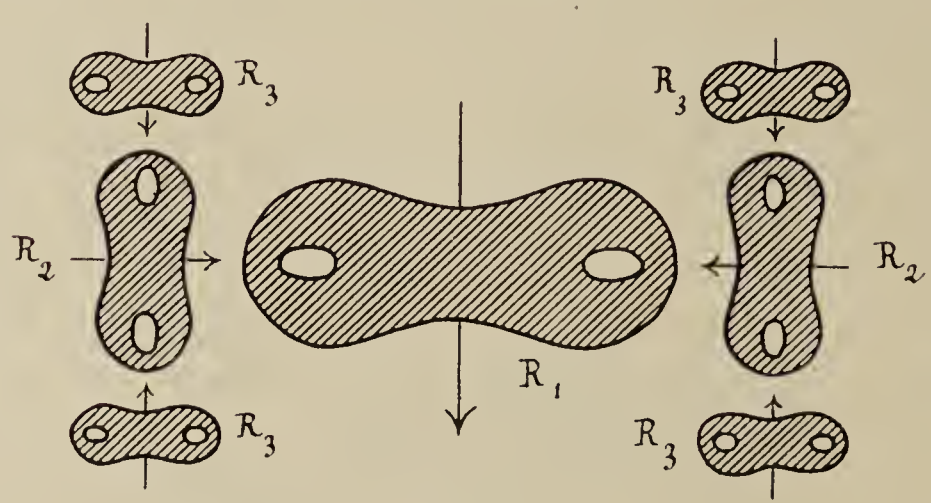


Fig. 36. — *Eoclepsydropsis* : Ce que serait la ramification de la fronde des *Clepsydropsis*, si les rachis de tous ordres offraient une édification rectangulaire.

R_1, lame ligneuse du rachis primaire.
R_2, lames ligneuses des rachis secondaires.
R_3, lames ligneuses des rachis tertiaires.

En réalité, la fronde des *Clepsydropsis* n'offre une édification rectangulaire que sur le rachis primaire ; les rachis secondaires tendent à revêtir une édification parallèle (Voir fig. 15 et 16, du texte, pages 127 et 128).

semblable, c'est qu'il paraît impossible de réaliser la trace du *Clepsydropsis antiqua*, en partant d'une chaîne libéro-

(1) Il est possible cependant que les rachis primaires des *Clepsydropsis* présentent une ou plusieurs dichotomies, mais on n'en a pas observé jusqu'ici, non plus que sur les rachis primaires des autres Zygoptéridées.

ligneuse à courbure directe, et à édification parallèle. Du moins nous pensons que cette conclusion s'impose d'elle-même, à la suite des comparaisons qui ont fait l'objet du chapitre précédent. Quant aux plantes qui possèdent une chaîne à courbure inverse, alliée à une édification parallèle, dans leurs frondes, les seules que nous connaissions sont les Anachoroptéridées et les Botryoptéridées, qui sont plutôt dérivées elles-mêmes des Zygoptéridées.

Une hypothèse en amène une autre : Comment peut-on imaginer qu'il ait existé des plantes très primitives qui possédaient d'emblée dans leurs frondes ce caractère étrange de l'édification rectangulaire, que nous ne connaissons plus aujourd'hui chez aucune famille végétale ? à moins que ce caractère ne s'explique lui-même comme une chose toute simple, toute naturelle, *un phénomène résultant fatalement de l'origine même de la fronde.* L'hypothèse à laquelle nous sommes obligé de faire appel, est bien connue ; elle est depuis longtemps courante dans la science ; elle consiste à supposer que les frondes sont des stipes modifiés, produits par exemple par des dichotomies inégales du stipe. Chaque fronde serait un stipe à croissance limitée (1). Si ceci est exact, la fronde doit se ramifier primitivement à l'exemple du stipe ; elle doit avoir les apparences d'un axe. Cette hypothèse va nous permettre d'expliquer d'une façon satisfaisante l'édification rectangulaire de la fronde des *Eoclepsydropsis.*

Considérons par exemple le stipe d'*Ankyropteris scandens.* La masse ligneuse a la forme d'une étoile à cinq branches. L'intérieur de l'étoile est rempli par des fibres primitives et ce tissu s'étend jusque dans les rayons (fig. 78, Pl. XI).

Nous ferons abstraction des stipes axillaires ; nous savons que l'extrémité de chaque branche de l'étoile ligneuse représente un point de départ, un centre d'élaboration pour toutes les frondes situées sur la même génératrice. La trace foliaire

(1) Cette hypothèse a été présentée en particulier par MM. Potonié et Tansley.

au voisinage du stipe a la forme d'une clepsydre, ou même une forme plus simple (voir, par exemple, la fig. 88, pl. XII, représentant la trace foliaire d'*A. corrugata* dans le stipe); c'est une masse ligneuse ovale, pourvue d'un centre trachéen intérieur à chaque extrémité et enveloppée de liber. Cette trace en clepsydre est dès son apparition *perpendiculaire à l'extrémité du rayon, qui lui a donné naissance*. Si la fronde est un stipe simplifié, la trace foliaire doit pouvoir se lire de la même façon que la masse libéro-ligneuse du stipe; en d'autres termes, la clepsydre n'est autre chose qu'une masse libéro-ligneuse étoilée, mais dans laquelle le nombre des rayons s'est réduit à deux, qui se sont placés dans le prolongement l'un de l'autre. La fronde à son tour doit se ramifier à l'image du stipe; les pièces sortantes seront émises *perpendiculairement aux extrémités des deux rayons* qui composent la clepsydre, c'est-à-dire orientées à angle droit sur la pièce mère, ce que nous observons effectivement chez toutes les Zygoptéridées.

Ainsi se trouverait expliquée l'édification rectangulaire des frondes de Zygoptéridées, ainsi se trouverait expliquée en même temps leur apparence d'axes.

Les mêmes considérations s'appliqueraient à des stipes comme ceux des *Asterochlœna* et des *Asteropteris*, chez lesquels l'étoile ligneuse est pleine et pourvue d'un nombre considérable de rayons; elles s'appliqueraient également à une masse de bois pleine, ou annulaire à contour circulaire; nous n'avons donc pas à nous embarrasser de ce que pouvait être le stipe des *Eoclepsydropsis* et ne retenant que ce qu'il y a d'essentiel dans les constatations précédentes, nous énoncerons notre hypothèse de la façon suivante (fig. 37 du texte):

Chez les ancêtres des Zygoptéridées, le corps de la plante se composait essentiellement de stipes; ces stipes ont la structure d'axes, c'est-à-dire possèdent plusieurs plans de symétrie. Chaque stipe se ramifie d'abord par dichotomie, c'est-à-dire en se divisant en deux stipes égaux à son extrémité. Par la suite, les dichotomies deviennent inégales.

c'est-à-dire qu'il y a une branche faible, ou culminée et une branche forte, ou dominante, qui continue le stipe initial et devient axe principal, tandis que toutes les branches faibles deviennent des axes latéraux disposés en hélice autour de l'axe principal. Les axes latéraux se spécialisent de plus en plus. Leur système libéro-ligneux est d'abord analogue à celui de l'axe principal, mais plus faible ; puis le nombre des plans de symétrie de ce système diminue ; il se réduit rapidement à deux, l'un qui passe par l'axe principal et l'autre perpendiculaire au premier, et qui représente en réalité deux plans de symétrie dans le prolongement l'un de l'autre.

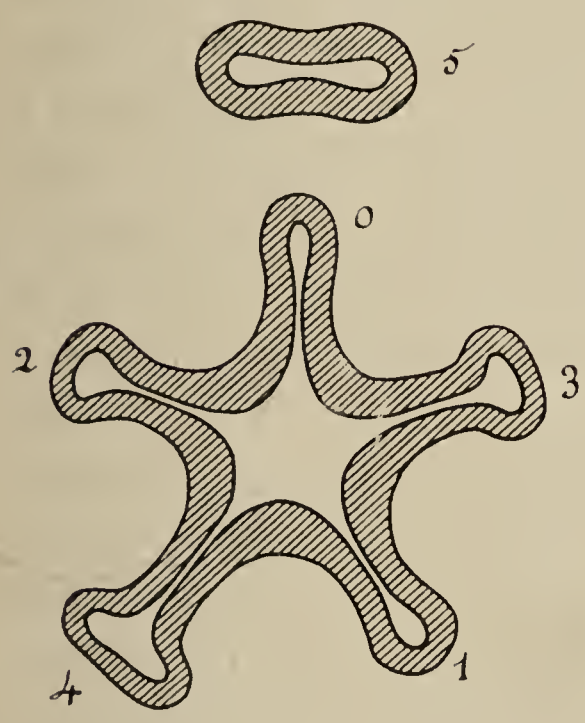


Fig. 37. — Schéma de l'étoile ligneuse d'un stipe d'*Eoclepsydropsis* destiné à expliquer l'origine de la fronde.

0, 1, 2, 3, 4, 5, états successifs de la trace foliaire.

5, Masse ligneuse sortante en forme d'anneau, orientée perpendiculairement à l'extrémité du rayon, qui lui a donné naissance ; cet anneau peut être considéré comme une étoile ligneuse réduite à deux rayons ; en s'aplatissant il donnera naissance à une trace foliaire en clepsydre.

Le premier deviendra le plan de symétrie principal de la fronde. Le second, qui était autrefois le plus important, deviendra le plan de symétrie accessoire (ou plan droite-gauche) ; il finira par disparaître dans la plupart des séries de la famille des Zygoptéridées.

Ainsi la fronde serait primitivement un axe, dont le degré de symétrie a diminué progressivement, à mesure que l'organe se spécialisait davantage.

La réduction de la face antérieure de la trace foliaire sur les rachis secondaires apparaît de très bonne heure : la même réduction finira par atteindre les rachis primaires : la fronde toute entière abandonnera enfin l'édification rectangulaire, pour revêtir l'édification parallèle, mieux appropriée

aux fonctions qu'elle doit remplir (1) ; elle n'aura plus qu'un seul plan de symétrie passant par l'axe du stipe.

Le mode de ramification par dichotomie existe aussi chez les Zygoptéridées ; il se manifeste surtout dans la pièce sortante, qui se divise habituellement en deux demi-pièces. Ce phénomène ne se produit pas chez les *Ankyropteris*, qui n'ont plus de plan de symétrie accessoire. Il semble ne pas exister chez les *Clepsydropsis*. — On peut en outre supposer que la trace foliaire elle-même doit son origine à une dichotomie de l'extrémité du rayon de l'étoile ligneuse, qui lui a donné naissance.

Remarque sur la courbure de la trace foliaire chez les Zygoptéridées. — La trace zygoptéridienne dans son état primitif (trace foliaire de *Clepsydropsis*), doit être considérée comme une chaîne libéro-ligneuse *rectiligne*, puisqu'au sens absolu du mot, elle n'est courbée ni en avant, ni en arrière. Si nous voulions avoir des définitions absolues, nous dirions que toute chaîne ayant sa concavité tournée vers le stipe est une chaîne à courbure directe ; toute chaîne ayant sa concavité tournée vers la face postérieure de la fronde serait une chaîne à courbure inverse. Nous pensons qu'il est plus avantageux de conserver à ces expressions la signification que nous leur avons donnée jusqu'ici et qui ne prête à aucune ambiguité. Nous continuerons donc à employer l'expression *courbure directe* pour les traces foliaires que nous sommes habitués à voir chez les Fougères actuelles, et l'expression *courbure inverse* pour tout ce qui est l'inverse de ce type normal. Ex. : Traces foliaires d'*Anachoropteris*, de *Diplolabis*, etc.

En conséquence, nous dirons que *tous les rachis primaires des Zygoptéridées possèdent une chaîne à courbure inverse ;*

(1) L'édification parallèle permet en effet à la fronde d'étaler toutes ses parties dans un même plan.

il en est de même des rachis de tous ordres du Stauropteris oldhamia, de ceux des Anachoroptéridées et des Botryoptéridées.

Nous dirons par contre que *tous les rachis d'ordre supérieur à* 1, *des Zygoptéridées, ont une chaîne à courbure directe à l'exception de ceux de S. oldhamia, mais y compris les rachis secondaires des Etapteris.*

L'hypothèse que nous avons présentée sur l'origine de la fronde ne nous permet nullement de prévoir la forme et les caractères des ancêtres des Zygoptéridées, car nous ne savons pas si ces plantes avaient des stipes dressés ou rampants. Tout ce que nous pouvons dire, c'est que ces stipes étaient privés de frondes (1).

---

(1) Les considérations précédentes semblent donner une base un peu plus solide aux théories de M. le Professeur Potonié et de M. le Professeur Tansley sur l'origine de la fronde. Cependant elles ne prouvent pas encore que les frondes résultent de dichotomies inégales du stipe ; elles tendent seulement à montrer que les frondes sont des stipes modifiés.

CHAPITRE IV.

Rapports des ZYGOPTÉRIDÉES avec les PHANÉROGAMES anciennes (Cycadofilicinées).

Dans les pages qui précèdent, nous avons examiné diverses hypothèses ayant pour but, d'une part de relier les Zygoptéridées aux Fougères, qui ont une chaîne libéro-ligneuse à courbure directe dans leurs frondes, et d'autre part de rechercher ce que pouvaient être les Cryptogames vasculaires ancêtres des Zygoptéridées. Ces considérations, malgré l'incertitude qu'elles comportent toujours, nous ont cependant fourni l'occasion de constater à plusieurs reprises la grande souplesse de la trace foliaire zygoptéridienne. Nous avons vu avec quelle facilité cette trace se transforme pour donner les genres si variés de la famille des Zygoptéridées ; et nous avons montré que des déformations analogues pouvaient avoir donné naissance aux Anachoroptéridées et aux Fougères à courbure directe. Il est tout naturel de se demander, si on ne pourrait pas faire dériver aussi les Phanérogames anciennes des Zygoptéridées.

Pour cela, il convient de ne pas choisir des types trop différenciés. Une comparaison entre deux objets aussi dissemblables à première vue que la feuille du *Lygiopteris oldhamia* et la fronde du *Stauropteris oldhamia* ne donnerait pas de résultat. Nous pensons, comme toujours, qu'il est préférable de remonter tout de suite, jusqu'aux types les plus anciens et par conséquent les plus primitifs que nous connaissions.

A défaut des *Eoclepsydropsis* (plantes hypothétiques ayant une édification rectangulaire dans toute l'étendue de leur fronde), nous sommes obligés de nous contenter du *Clepsy-*

dropsis antiqua ; nous avons constaté que dans la fronde de cette plante ancienne, la différenciation ligneuse offre des caractères que nous n'avions jamais rencontrés, ni chez les Fougères actuelles, ni chez les Zygoptéridées autres que les *Clepsydropsis*. Ce nouveau mode de différenciation consiste essentiellement en ce que les éléments de protoxylème paraissent disséminés sur deux courbes fermées, deux ellipses, situées à l'intérieur du bois et au voisinage de ses extrémités. Toutefois nous ne pouvons pas dire en toute certitude si les trachées sont vraiment disséminées sur tout le pourtour des ellipses polaires, ou si elles sont localisées en un petit nombre de points privilégiés, ou encore si elles sont situées au centre de la courbe (fig. 94 et 95, pl. XIII).

Les Phanérogames à structure conservée, les plus anciennes que nous connaissions, sont celles du Culm inférieur de Saalfeld en Thuringe ; elles se trouvent précisément en compagnie du *Clepsydropsis antiqua ;* elles ont été décrites pour la première fois par Unger (28). On peut les classer en deux groupes. Le premier groupe comprend des pétioles comme le *Kalymma grandis,* qui par le grand nombre de leurs faisceaux se rattachent aux Myéloptéridées (pétioles de Médullosées) ; le second groupe réunit des pétioles dans lesquels la trace foliaire reste assez simple, composée d'un petit nombre de faisceaux disposés sur une courbe en fer à cheval : c'est le groupe du *Megalorachis elliptica* et du *Calamopitys Saturni,* qui semblent être les précurseurs du *Lyginopteris oldhamia.*

Le *Calamopitys Saturni,* décrit d'abord par Unger (28), a été très bien étudié par M. le Professeur de Solms (36, pl. IV). On en connaît la tige et les feuilles. Si l'on examine les faisceaux qui composent la trace foliaire, on constate que les éléments de protoxylème sont intérieurs au bois et situés au voisinage de sa périphérie (Δ, fig. 82, pl XI) ; la grande masse du bois primaire, le métaxylème, est évidemment centripète.

Ici se pose une question délicate : beaucoup d'auteurs

admettent que les éléments de protoxylème sont *intérieurs au bois primaire ;* il y aurait donc une petite portion *de bois primaire centrifuge.* Mais chez le *Calamopitys Saturni,* il y a en outre un bois secondaire très développé dans la tige, qui existe aussi dans la feuille, et qui presque partout entre en contact intime avec le bois primaire. D'autres auteurs admettent alors que le soi-disant bois primaire centrifuge (indiqué par la lettre *x* sur notre fig. 82, pl. XI) représente simplement *les premiers éléments du bois secondaire* ; le faisceau du *Calamopitys* serait un *faisceau unipolaire diploxylé,* semblable à celui de la feuille des Cycadées actuelles.

La même discussion se présente au sujet du *Lyginopteris oldhamia,* et la première opinion (existence de bois primaire centrifuge) a été très habilement soutenue par M. le Dr Scott (29, *Studies,* pp. 315 et 316), qui en a conclu que le *Lyginopteris* offrait des caractères de Fougère. Cependant, il y a un point sur lequel tout le monde est d'accord, c'est la grande analogie de structure, qui existe entre le faisceau du *Lyginopteris* ou du *Calamopitys* et le faisceau unipolaire diploxylé des Cycadées ; cette analogie est confirmée par le mode de division des faisceaux et le mode de ramification de la trace foliaire.

Ajoutons que dans les pétioles de *Kalymma grandis,* on peut soutenir pareillement que les éléments de protoxylème sont intérieurs au bois primaire, alors que dans les pétioles des *Myelopteris* (descendants possibles du *Kalymma*), les trachées sont nettement périphériques, de sorte que le faisceau devient très semblable à celui de la feuille des Cycadées (1).

Pour le succès des hypothèses qui vont suivre, nous admettrons, avec M. le Dr Scott, que les éléments de protoxylème sont réellement intérieurs au bois primaire chez *Calamopitys* et même chez *Lyginopteris.* La place de ces éléments est marquée par un petit cercle, qui apparaît plus ou moins étendu suivant les cas. Ce petit *cercle polaire* peut

(1) Les *Kalymma* seraient d'après M. de Solms des pétioles de *Calamopitys.*

être comparé aux ellipses polaires des *Clepsydropsis ;* ce serait une ellipse polaire très réduite. Cette hypothèse est d'autant plus admissible que nous savons que sur la trace foliaire d'*Asterochlœna* rentrant dans le stipe, le contour interne des boucles périphériques se réduit d'abord à un petit cercle, puis à un point.

Il est intéressant de suivre l'émission de la trace foliaire chez le *Calamopitys Saturni.* C'est un massif libéro-ligneux unique détaché de la couronne des faisceaux de la tige, avec éléments de protoxylème intérieurs au bois et situés au voisinage de la périphérie ; ce massif se divise en deux massifs semblables, qui pivotent chacun de 90° et se placent dans le prolongement l'un de l'autre, tout en restant unis par leur bois centripète (fig. 82, pl. XI), A ce moment la trace foliaire du *C. Saturni* rappelle d'une façon frappante celle du *Clepsydropsis antiqua* ou celle d'*Asterochlœna ;* elle possède une masse ligneuse allongée horizontalement, étranglée en son milieu et pourvue d'un petit cercle polaire Δ, Δ, à chacune de ses extrémités (1). Cet état n'est d'ailleurs que passager. Les deux faisceaux se redressent bientôt et par des divisions successives, donnent naissance chacun à deux autres faisceaux ; on a finalement trois faisceaux à droite et trois à gauche (2). Ces six faisceaux constituent une trace foliaire en forme de gouttière, déprimée sur les flancs. Les *marges* sont situées aux extrémités de la chaîne libéro-ligneuse. La pièce sortante est émise parallèlement à la pièce mère et revêt une structure semblable à elle.

Nous voyons que par sa forme générale, la trace foliaire du *C. Saturni,* rappelle beaucoup les types de traces en usage chez les Fougères actuelles, avec cette différence que les demi-arcs antérieurs sont réduits à zéro. La trace foliaire est

(1) Sur notre fig. 82, pl. XI, il y a en réalité deux petits cercles polaires à droite et deux petits cercles à gauche, parce que les deux faisceaux qui composent à ce moment la trace foliaire, sont déjà en voie de division.

(2) Les deux faisceaux marginaux ne sont pas simples, car ils sont commandés par plusieurs petits cercles polaires.

comme chez la plupart des Cycadées actuelles réduite à l'arc postérieur. Mais *C. Saturni* s'éloigne considérablement des Fougères par son mode de différenciation ligneuse; la majeure partie du bois est *centripète;* seule la plus petite partie demeure centrifuge : ces caractères s'exagéreront encore chez le *Lyginopteris* et chez les Cycadées. Chez les Fougères actuelles et chez les Zygoptéridées au contraire, la majeure partie du bois, sinon le bois tout entier, nous offre une différenciation *centrifuge et tangentielle,* et ce caractère est déjà très sensible sur les rachis secondaires du *Clepsydropsis antiqua* lui-même.

Parmi les Zygoptéridées, la trace foliaire des *Asterochlœna* est celle qui paraît offrir le plus de ressemblances avec les traces des *Calamopitys* et des *Lyginopteris ;* nous savons qu'en effet les boucles polaires d'*Asterochlœna* sont rejetées vers la face postérieure de la fronde (fig. 17, p. 130 et fig. 81, pl. XI), ce qui fait que la majeure partie du bois semble avoir un développement centripète. La trace toute entière paraît composée de deux faisceaux semblables à ceux du *Calamopitys.* Mais le mode d'émission des pièces sortantes demeure ici identique à ce qu'il était chez les *Clepsydropsis.* Ce sont des anneaux fermés qui s'échappent vers la face postérieure de la fronde. Le déplacement des boucles polaires chez les *Asterochlœna* a donc simplement eu pour résultat d'exagérer la courbure inverse de la trace foliaire.

Nous conclurons que toutes les Zygoptéridées actuellement connues et énumérées au chap. VII de la 3e partie de notre travail, sont des Cryptogames vasculaires ou même de véritables Fougères, à la condition d'étendre ce terme aux ancêtres des Fougères actuelles ; nous ajouterons qu'elles n'offrent *jusqu'ici* aucun passage vers les Cycadofilicinées.

Mais rien n'empêche de considérer les Phanérogames anciennes et les Zygoptéridées comme dérivées d'une souche commune. Cette souche commune serait une famille de Cryptogames vasculaires, analogues aux *Eoclepsydropsis,* c'est-à-dire offrant dans leur fronde les caractéristiques de

l'édification rectangulaire. Il est facile, et pour cause, de passer de ce type hypothétique aux Zygoptéridées et de celles-ci aux Fougères à courbure directe. D'autre part, il est possible d'en dériver également des Cycadofilicinées ; *il suffit en effet de supposer que la fronde de ce type ancien perd son plan de symétrie accessoire, et que les boucles polaires se rapprochent de la face postérieure de la fronde ; des dichotomies successives des deux moitiés de la trace foliaire augmentent le nombre des unités libéro-ligneuses unipolaires, qui représentent la forme primordiale des faisceaux unipolaires à bois primaire centripète des Cycadées. Du même coup, la ramification parallèle se substitue à la ramification rectangulaire.*

Ainsi, il est possible en partant d'une même souche, de réaliser par des dérivations successives deux groupes de plantes offrant des modes de différenciation ligneuse complètement différents. Dans le premier groupe, la différenciation du bois primaire sera essentiellement centrifuge et tangentielle (Fougères) ; dans le second groupe, elle sera essentiellement centripète (Phanérogames à faisceaux unipolaires diploxylés).

C'est donc entre les ancêtres des Cycadofilicinées et ceux des Zygoptéridées qu'il faut chercher le point de contact entre les Fougères et les Phanérogames, parce que c'est à ce niveau seulement que pour la première fois, nous rencontrons une ressemblance, il est vrai, encore mal définie, entre les modes de différenciation ligneuse caractéristiques de ces deux grands groupes (Ressemblance entre les traces foliaires des *Calamopitys*, des *Asterochlœna* et des *Clepsydropsis*).

Quant à la souche commune des Fougères et des Phanérogames, nous sommes réduits sur ce point à une hypothèse assurément très séduisante, mais nullement démontrée ; elle consiste à supposer que cette souche commune était une famille de Cryptogames vasculaires, chez lesquelles la fronde avait la valeur d'un stipe modifié, et conservait encore des caractères d'axe très nets. Par réduction de la symétrie et par des déplacements concomitants des foyers trachéens,

cette souche commune aurait donné naissance d'un côté aux Phanérogames anciennes, de l'autre aux Zygoptéridées, puis de celles-ci seraient dérivées les Anachoroptéridées et les Botryoptéridées, enfin les Fougères à courbure directe.

En l'état actuel de nos connaissances, rien ne s'oppose à de semblables dérivations, sinon l'ignorance où nous sommes encore des types intermédiaires (1).

En résumé, notre recherche des affinités des Zygoptéridées a produit les résultats suivants :

1° Nous avons constaté des affinités très grandes entre les Zygoptéridées, les Anachoroptéridées et les Botryoptéridées, se traduisant par ces caractères : *même mode de différenciation ligneuse, même courbure de la chaîne libéro-ligneuse dans la fronde.*

2° Il y a des affinités non douteuses entre les Zygoptéridées et les Fougères à courbure directe ; la différenciation ligneuse est de part et d'autre centrifuge et tangentielle ; de plus, il y a possibilité pour les Zygoptéridées de réaliser, par réduction de la face antérieure de la trace foliaire, une chaîne à courbure directe, avec arc postérieur et demi-arcs antérieurs et se ramifiant parallèlement à elle-même.

3° Il y a des affinités possibles entre les Zygoptéridées *les plus anciennes* et les Phanérogames *les plus anciennes* ; elles se traduiraient par la présence, dans les deux groupes, de courbes polaires fermées intérieures au bois et situées au voisinage de son bord externe, ce qui impliquerait des modes de différenciation ligneuse très semblables.

---

(1) Nous n'avons pas cru devoir présenter ici un résumé historique de toutes les hypothèses, qui ont été émises dans ces dernières années au sujet de la parenté des Phanérogames anciennes et des Fougères. Ceci nous aurait entraîné trop loin du cadre, que nous nous étions tracé. Nous nous sommes contenté d'énoncer toutes les déductions que l'on pouvait faire raisonnablement, en se tenant le plus près possible des faits constatés ; nous ne nous sommes pas inquiété de savoir si nous confirmions ou infirmions telle ou telle hypothèse antérieure. Au reste nous ne doutons pas que les auteurs ne modifient d'eux-mêmes leurs hypothèses respectives à la lumière des notions nouvelles.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Chacune des parties du présent mémoire a donné lieu à des conclusions détaillées, que nous ne pouvons pas répéter ici. Les résultats de l'étude du genre *Stauropteris* ont été énoncés page 68 et complétés pages 164 et 179; ceux de l'étude du genre *Ankyropteris* ont été énoncés page 113 et page 163; enfin les résultats de l'anatomie comparée de la fronde chez les Zygoptéridées se trouvent résumés dans la classification de cette famille, d'après les caractères fournis par la trace foliaire, page 194. Il nous suffira de rappeler ici les conclusions les plus générales de notre travail.

La famille des Zygoptéridées est connue actuellement depuis le Culm inférieur jusqu'au Permien inclusivement; la plupart des espèces ne sont représentées que par leurs frondes. Cependant la trace foliaire offre des caractères très précis, que nous avons fixés et énumérés page 200 (3e partie). Ils nous ont permis d'esquisser une classification naturelle de toute la famille.

Caractères généraux des frondes de Zygoptéridées. — La fronde des Zygoptéridées est remarquable par les apparences d'axe qu'elle présente, par son *édification rectangulaire,* par les quatre files de ramifications du rachis primaire.

La trace zygoptéridienne possède deux plans de symétrie rectangulaires, un plan principal passant par le stipe et un plan accessoire; elle peut être lue comme un quadruple de divergeants ouverts ou fermés, unis en une *chaîne à courbure inverse;* elle est toute différente des formes de trace foliaire que nous sommes habitués à voir chez les Fougères actuelles. La masse ligneuse comprend une *apolaire médiane* inactive et

quatre pièces réceptrices ; dans chaque pièce réceptrice, on peut distinguer une *antenne* ou *pédoncule* et un *renflement récepteur* ou *pièce réceptrice proprement dite ;* la sortie peut être fournie par une seule de ces deux régions ou bien par leur ensemble. Il y a *quatre pôles fondamentaux*, un devant chaque renflement récepteur.

Chaque sortie se divise en deux demi-pièces sortantes, qui *sont tournées de* 90° *par rapport à la pièce mère* et qui revêtent un aspect très différent de la trace foliaire normale : ceci est dû à une *réduction considérable de leur face antérieure,* qui les transforme en une chaîne libéro-ligneuse à courbure directe. En même temps les rachis secondaires et tertiaires tendent à adopter une édification parallèle. Nous avons pu expliquer ainsi les rachis secondaires de toutes les Zygoptéridées en particulier ceux des *Metaclepsydropsis, Diplolabis, Ankyropteris* et *Etapteris.*

Genre STAUROPTERIS. — La trace foliaire des *Stauropteris* est rigoureusement comparable à la trace zygoptéridienne ; on peut dire que c'est une trace zygoptéridienne dans laquelle la masse ligneuse est réduite aux quatre antennes, terminées chacune par un renflement récepteur rudimentaire. La sortie est fournie toute entière par les deux antennes du même côté ; elle se divise en deux demi-pièces sortantes ; celles-ci sont des quadruples analogues à la pièce mère ; elles s'édifient et s'orientent parallèlement à elle. Il en résulte que la fronde des *Stauropteris* nous offre une *édification parallèle* et non rectangulaire, tout en ayant quatre files de ramifications comme la plupart des frondes de Zygoptéridées. En outre les demi-pièces sortantes ne subissent pas de réduction de leur face antérieure et les rachis de tous ordres se ramifient exactement comme le rachis primaire.

Le genre *Stauropteris* comprend deux espèces :

S. oldhamia Binney, des coal-balls du Westphalien inférieur ;

S. burntislandica nov. sp., du Culm de Burntisland

Le genre *Stauropteris* fait partie de la famille des Zygoptéridées au même titre que le genre *Ankyropteris ;* c'est à côté de ce genre qu'il convient de le placer.

Genre Ankyropteris. — La fronde des *Ankyropteris* n'a qu'un plan de symétrie et deux files de ramifications. Elle est construite suivant le mode d'édification rectangulaire, c'est-à-dire que les plans de symétrie des rachis secondaires passent par le rachis primaire et non par le stipe. La trace foliaire est une trace zygoptéridienne typique, mais privée de plan de symétrie accessoire (les antennes antérieures sont plus fortes que les antennes postérieures) et augmentée de *deux filaments ;* chaque filament est une mince lame ligneuse composée de petits éléments scalariformes et s'étendant d'un renflement récepteur à l'autre ; il représente une série de petits arcs ligneux accumulés à la file et destinés à un grand nombre de sorties successives.

Le mode d'émission de la pièce sortante, quand il est au complet, comme chez *A. bibractensis,* var. *westphaliensis,* est beaucoup plus compliqué que chez tous les autres genres de Zygoptéridées. Une partie de la pièce sortante est fournie par les renflements récepteurs ; une autre partie est fournie par la base de l'antenne antérieure ; nous avons expliqué le jeu des *anneaux réparateurs internes,* qui se combinent avec le filament pour donner les *anneaux sortants définitifs* (p. 95).

Le rôle joué par les antennes dans l'élaboration de la sortie, ainsi que la forme de ces organes sont les principales raisons qui conduisent à rapprocher les *Stauropteris* des *Ankyropteris;* dans ces deux genres la fronde est pourvue d'*aphlebia,* c'est-à-dire de ramifications hâtives, fixés dans l'angle d'insertion des rachis secondaires sur le rachis primaire.

Le genre *Ankyropteris* lui-même doit être rapproché des *Clepsydropsis* et des *Asterochlœna* ; dans ces trois genres, la trace foliaire possède des *boucles périphériques permanentes,* et les pièces sortantes sont émises sous forme d'*anneaux fermés.*

Le genre *Ankyropteris* comprend actuellement les espèces suivantes :

A. bibractensis, B. R., des silex permiens d'Autun, encore peu connu.

A. bibractensis, var. *westphaliensis*, P. B., du Westphalien inférieur, qui a fait l'objet principal de notre étude.

A. corrugata, Will., l'anneau sortant est émis uniquement aux dépens du filament ; il ne se fait pas d'anneau réparateur interne.

A. Williamsoni, P. B., qui se distingue d'*A. bibractensis*, var. *westphaliensis*, parce que son filament ne représente qu'une seule sortie en préparation.

A ces espèces, il convient d'ajouter les stipes décrits par B. Renault, Williamson et Stenzel :

A. Brongniarti, B. R., sur lequel nous ne possédons que des données très incomplètes.

Le stipe d'*Anachoropteris Decaisnei* de Renault, qui est un stipe d'*Ankyropteris*.

A. Grayi, Will., du Westphalien inférieur.

A. scandens, Stenzel, du Permien de Chemnitz et Neu-Paka.

Il est difficile de définir avec précision les différences qui séparent ces quatre espèces à cause de la conservation insuffisante des échantillons.

Genre Etapteris. — Dans la classification de Stenzel, les *Etapteris* étaient confondus avec les *Ankyropteris ;* ils en sont en réalité très éloignés comme nous l'avons montré. Les *Etapteris* sont des Zygoptéridées très différenciées et très spécialisées ; leurs pièces réceptrices sont caractérisées par l'individualisation de plus en plus grande du renflement récepteur (*pièce réceptrice proprement dite*), qui devient franchement prépondérant sur l'antenne, réduite à l'état de mince *pédoncule ;* les *Ankyropteris* présentent un phénomène exac-

tement inverse, avec leurs antennes très développées et leurs renflements récepteurs réduits.

E. Tubicaulis, Gœpp., est le plus simple des *Etapteris,* et paraît dérivé des *Metaclepsydropsis.*

Les autres représentants du genre sont :

E. diupsilon, Will.

E. Scotti, P. B.(= *Rachiopteris Lacatti* Will.).

E. Lacattei. B. R.

Les *rachis secondaires* de cette dernière espèce sont représentés par le *Zygopteris elliptica,* B. R., qui avait été l'objet d'interprétations très variées de la part de Renault et de Stenzel. Ces rachis secondaires sont remarquables par leur *facies anachoroptéridien.* Nous avons montré que les Anachoroptéridées n'étaient cependant pas dérivées des *Etapteris* par atrophie des pièces réceptrices antérieures.

Genre Gyropteris. — Le nom de *Gyropteris* a servi à désigner deux groupes d'objets très différents : les *Gyropteris* de Corda sont en réalité des fragments de pétioles de *Psaronius,* provenant des sphérosidérites de Radnitz. Le *Gyropteris sinuosa,* découvert par Gœppert dans le calcaire carbonifère de Falkenkerg, est au contraire une fronde de Zygoptéridée, qui est particulièrement intéressante. Cette espèce peut être considérée comme dérivée des *Diplolabis* par atrophie des pièces réceptrices antérieures. La trace foliaire offre en effet une lame ligneuse ondulée, qui peut être lue comme une *apolaire médiane,* très longue, prolongée par *deux antennes postérieures* et *deux renflements récepteurs postérieurs.* Deux crochets placés aux extrémités de l'apolaire médiane et à sa face antérieure représentent des *pièces réceptrices antérieures rudimentaires.*

La pièce sortante est fournie par le renflement récepteur postérieur seul ; elle est tournée de 90° par rapport à la pièce mère ; elle a la valeur d'une demi-pièce sortante de *Diplolabis ;* elle a comme elle l'aspect d'une chaîne à courbure directe.

Genre TUBICAULIS. — La lecture de la trace foliaire du *Gyropteris sinuosa* a permis de rattacher le genre *Tubicaulis* aux Zygoptéridées. La trace foliaire, en forme de croissant à convexité tournée vers le stipe, caractéristique de ce genre, résulte d'une transformation de la trace zygoptéridienne plus complète que celle que nous avons rencontrée chez *G. sinuosa*. Les pièces réceptrices antérieures inactives ont entièrement disparu ; l'apolaire médiane, les deux antennes et les deux renflements récepteurs postérieurs se fondent pour constituer une lame ligneuse homogène, d'épaisseur uniforme sur toute son étendue et qui, par sa courbure inverse, rappelle la trace foliaire des *Anachoropteris*. Toutefois la rotation des pièces sortantes demeure un caractère zygoptéridien très net, et nous avons montré que les *Tubicaulis* sont séparés de la famille des Anachoroptéridées par des différences profondes (pages 189 et 232).

Classification des Zygoptéridées. — Nous avons pu distinguer onze genres et au moins vingt-cinq espèces de Zygoptéridées; parmi les genres nouveaux que nous signalons, quelques-uns résultent de la subdivision des genres admis par Stenzel et par B. Renault ; par exemple nous avons montré que les *Metaclepsydropsis* et les *Asterochlœna* pouvaient être séparés des *Clepsydropsis*, les *Diplolabis* des *Zygopteris*, enfin les *Etapteris* des *Ankyropteris*. En outre, les trois genres *Stauropteris*, *Gyropteris* et *Tubicaulis*, autrefois séparés des Zygoptéridées, doivent leur être réunis.

Les Zygoptéridées peuvent être classées en cinq ou six grandes séries naturelles :

SÉRIE I : *Clepsydropsis — Metaclepsydropsis — Etapteris.*

SÉRIE II : *Metaclepsydropsis — Diplolabis — Zygopteris.*

SÉRIE III : *Diplolabis — Gyropteris — Tubicaulis.*

SÉRIE IV : *Clepsydropsis — Asterochlœna.*

SÉRIE IVbis : *Clepsydropsis — Ankyropteris.*

SÉRIE V : *Clepsydropsis — Stauropteris.*

Ces séries naturelles sont entièrement d'accord avec l'ordre chronologique.

Il faut ajouter à ce tableau le genre *Dineuron*, qui peut être rattaché aux *Metaclepsydropsis* et aux *Clepsydropsis*.

On observe entre les diverses séries des phénomènes de parallélisme excessivement intéressants ; en particulier, il arrive que les termes les plus différenciés de plusieurs séries présentent entre eux une certaine ressemblance ; tels sont par exemple les trois genres : *Etapteris*, *Zygopteris* et *Ankyropteris ;* nous dirons que ces trois genres constituent une série artificielle très importante à considérer, puisqu'elle aboutit au genre *Stauropteris*, qui en est le 4e terme.

Genre CLEPSYDROPSIS. — Nous voyons que toutes les séries naturelles semblent pouvoir être rattachées aux *Clepsydropsis*. Ce genre nous offre les caractères les plus primitifs de toute la famille ; la trace foliaire prend la forme simple d'une *clepsydre ;* la masse ligneuse légèrement étranglée en son milieu se termine par *deux boucles périphériques* épaisses ; les pièces sortantes ont la forme d'anneaux, elles n'ont qu'un seul plan de symétrie, et sont tournées de 90° par rapport à la pièce mère. Nous avons fait connaître les rachis secondaires des *Clepsydropsis*.

Variations de la trace zygoptéridienne. — La trace zygoptéridienne est susceptible de variations très étendues. Les plus remarquables sont :

1° La perte du plan de symétrie accessoire qui s'observe dans les séries III, IV et IVbis et sur les rachis secondaires de toutes les Zygoptéridées, à l'exception du genre *Stauropteris*.

2° L'atrophie des pièces réceptrices antérieures qui s'observe dans les genres *Gyropteris* et *Tubicaulis* et sur les rachis secondaires de toutes les Zygoptéridées, sauf du genre *Stauropteris*.

3° La modification de la courbure de la trace foliaire qui

accompagne régulièrement les deux phénomènes précédents. La chaîne libéro-ligneuse, ou bien prend une courbure inverse très accusée : *Tubicaulis*, *Ankyropteris*, *Asterochlæna*, ou bien prend une courbure directe : rachis secondaires de toutes les Zygoptéridées.

4° La substitution de l'édification parallèle à l'édification rectangulaire, qui s'observe chez *Stauropteris* et qui tend à se produire sur les rachis d'ordre supérieur à 1 de toutes les Zygoptéridées.

5° Les variations relatives aux différentes régions de la masse ligneuse : nous avons signalé l'espèce de balancement qui existe entre les deux parties de la pièce réceptrice, renflement récepteur et antenne, et les variations de l'apolaire médiane.

6° Les variations dans la nature des pôles qui sont tantôt franchement extérieurs au bois : *Etapteris*, tantôt franchement intérieurs : *Stauropteris*, tantôt occupent une situation mixte : *Ankyropteris*.

Affinités des Zygoptéridées. — Les Zygoptéridées se rattachent aux Anachoroptéridées et aux Botryoptéridées ; elles forment avec elles l'ordre des *Inversicaténales*, c'est-à-dire des Fougères qui possèdent une chaîne libéro-ligneuse à courbure inverse dans leurs frondes. Les Anachoroptéridées paraissent dérivées des Zygoptéridées anciennes par perte du plan de symétrie accessoire. Les Botryoptéridées forment une *série parallèle* aux Anachoroptéridées, dont elles dérivent par rapprochement des deux pôles fondamentaux à la face antérieure de la trace foliaire.

Le mode de différenciation ligneuse des Zygoptéridées est analogue à celui des Fougères actuelles. Toutefois la pièce élémentaire, *le divergeant*, n'a pas encore atteint le degré d'individualité qui la caractérise chez les Fougères actuelles. *Les Zygoptéridées peuvent être regardées comme des Fougères anciennes, dont les Fougères, avec chaîne à courbure directe*

dans leurs frondes, sont peut-être dérivées par perte du plan de symétrie accessoire, contraction de la face antérieure de la trace foliaire et atrophie des pièces réceptrices antérieures.

Les plus anciennes d'entre les Zygoptéridées (*Clepsydropsis*) nous offrent un mode de différenciation ligneuse nouveau, caractérisé par la présence de courbes polaires, intérieures au bois et situées au voisinage de sa périphérie. Ce mode de différenciation présente des ressemblances avec celui que l'on rencontre chez les Phanérogames anciennes de la même époque (*Calamopitys*).

Les Zygoptéridées et les Phanérogames anciennes (Cycadofilicinées) ne sont pas dérivées les unes des autres ; il n'y a pas passage direct d'une forme à l'autre. Mais elles sont *peut-être* dérivées d'une souche commune, c'est-à-dire d'un groupe de *Cryptogames vasculaires, chez lesquelles l'appendice (feuille ou fronde) n'aurait pas encore acquis ses caractères fondamentaux de symétrie et de ramification.*

BIBLIOGRAPHIE

1. Bertrand, C.-Eg., et Cornaille, F. — Etude sur quelques caractéristiques de la structure des Filicinées actuelles. — I. La masse libéro-ligneuse élémentaire des Filicinées actuelles et ses principaux modes d'agencement dans la fronde. (*Travaux et Mémoires de l'Université de Lille*, Tome X, Lille, 1902).

2. —— La pièce quadruple des Filicinées et ses réductions. (*Bulletin Soc. Bot. de France*. Tome 49, pp. 81-86, 1902).

3. —— Les caractéristiques des traces foliaires tubicaules ou anachoroptéridiennes. (*C.-R., Acad. des Sciences*, Paris. 1er août 1904).

4. —— Premières notions sur les caractéristiques des traces foliaires tubicaules ou anachoroptéridiennes. (*Bulletin Soc. Bot. de France*. Tome LI, août 1904).

5. Bertrand, Paul. — Caractéristiques de la trace foliaire de l'*Ankyropteris bibractensis* B. R. (*Comptes-rendus des séances de l'Académie des Sciences*. Paris, 10 juin 1907).

6. —— Principaux caractères de la fronde du *Stauropteris oldhamia* Binney. (*C.-R., Acad. des Sciences*. Paris, 8 juill. 1907).

7. —— Note sur les affinités des Zygoptéridées. (*Comptes-rendus de l'Assoc. Franç. pour l'Avanc. des Sciences*. Reims, août 1907).

8. —— Classification des Zygoptéridées d'après les caractères de leurs traces foliaires. (*C.-R. Acad. des Sciences*. Paris, 4 nov. 1907).

9. —— Caractéristiques de la trace foliaire dans les genres *Gyropteris* et *Tubicaulis* (*C.-R., Acad. des Sciences*. Paris, 27 janv. 1908).

10. Binney, E.-W. — On a specimen of *Stauropteris oldhamia* (*Proceed. of the Manchester Lit. and Phil. Soc.* Vol. XI, 9 janv. 1872).

11. —— On a specimen of *Zygopteris Lacatti* from the Foot Mine near Oldham. (*Proceed. of the Manchester Lit. and Phil. Soc.* Vol. XI. 20 févr. 1872).

12. Boodle, L.-A. — Comparative Anatomy of the Hymenophyllaceæ, Schizœaceæ and Gleicheniaceæ. — I. On the Anatomy of the Hymenophyllaceæ. (*Ann. of Botany*. Vol. XIV, n° LV, sept. 1900).

13. Bower, F.-O. — The origin of a land flora. Londres, 1908.

14. Corda. — Beiträge zur Flora der Vorwelt, 1845. (Nouvelle édition, Berlin, 1867).

15. Cotta, Bernhard. — Die Dendrolithen in Beziehung auf ihren inneren Bau, 1832. (Deuxième édition, Leipsig, 1850).

16. Dawson, J.-W. — On New Erian Devonian Plants (*Quart. Journ. of the Geol. Soc.* Vol. 37. Londres, 1881, p. 299. Tab. XII, fig. 1 à 9).

17. — Félix, J. — Untersuchungen über den inneren Bau westfälischer Carbon Pflanzen. (*Abhand. zur geol. Specialkarte von Preussen und den Thüring. Staaten. Bd. VIII, Heft 3,* 1886).

18. Gœppert. — Die Fossile Flora des Uebergangsgebirges (*in Nova Acta Ac. Cæs. Leop. Car.* Vol. XXII. *Suppl.* 1852).

19. Kidston, R. — On the microsporangia of the Pteridospermeœ with remarks on their relationship to existing groups. (*Phil. trans. of the R. Soc. of London.* Ser. B, Vol. 198, 1906).

19*bis*. —— On a new species of *Dineuron* and of *Botryopteris* from Pettycur. Fife, (*Trans. of the R. Soc. of Edinburg.* Vol. XLVI, Part II, n° 16, 1908).

20. Kidston, R. et Gwynne Vaughan, D.-T. — On the fossil Osmundaceœ. Part I et Part II. (*Trans. of the R. Soc. of Edinburgh.* Vol. XLV, Part III, n° 27 et Vol. XLVI, Part II, n° 9, 1908).

20*bis*. —— On the origin of the adaxially-curved leaf trace in the Filicales. (*Proceed. of the R. Soc. of Edinburg.* Vol. XXVIII, Part VI, n° 29, 1908).

21. Mentzel. — Beiträge zur Kenntniss der Dolomitvorkommen in Kohlenflötzen. (*Glückauf,* 3 sept. 1904).

21*bis*. —— *in* : Die Entwickelung des Niederrheinisch westfälischen Steinkohlen Bergbaues in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. — Tome I : Geologie, Markscheidewesen, 1903.

22. Nathorst. — Zur fossilen Flora der Polarländer. — I. Theil, 2. Lieferung : Zur Oberdevonischen Flora der Bären Insel. Stockolm, 1902.

23. Potonié, H. — Lehrbuch der Pflanzenpalœontologie. Berlin 1897.

24. Renault, B. — Etude sur quelques végétaux silicifiés d'Autun. (*Ann. des Sciences Naturelles, 5e série, Botanique.* Tome XII, 1869).

25. Renault, B. — Recherches sur les fructifications de quelques végétaux silicifiés d'Autun et de St-Etienne. (*Ann. des Sciences Naturelles, 6e série Botanique.* Vol. III, 1876).

26. —— Recherches sur la structure et les affinités botaniques des végétaux silicifiés recueillis aux environs d'Autun et de Saint-Etienne. (Publications de la Société Eduenne, 1878).

27. —— Bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinac. Flore fossile. Fascicule IV. 1896. (*Etudes des gîtes minéraux de la France*).

28. Richter et Unger. — Beitrag zur Palœontologie des Thüringer Waldes. (*Denkschr. d. k. k. Akademie zu Wien, Math. Naturw. cl.* Band XI, 1856).

29. Scott, D.-H. — Studies in Fossil Botany. Londres, 1900.

30. —— The early History of Seed bearing Plants. (*Mem. and Proceed. of the Manchester Lit. and. Phil. Soc.* Vol 49, n° 12, 1905).

31. —— The Sporangia of *Stauropteris oldhamia* Binney (*The New Phytologist.* Vol. IV, nos 5 et 6, mai et juin 1905).

32. —— The occurrence of germinating Spores in *Stauropteris oldhamia* (*The New Phytologist.* Vol. V, n° 7, juill. 1906).

33. —— On the structure of some Carboniferous Ferns (*Journ. of the R. Micr. Soc.* 1906, p. 519).

34. Solms-Laubach, H., Graf zu. — Einleitung in die Paläophytologie, Leipsig, 1887.

35. —— Ueber die in den Kalksteinen des Kulm von Glätzisch Falkenberg in Schlesien erhaltenen strukturbietenden Pflanzenreste. (*Bot. Ztg.* Vol. 50, 1892).

36. —— Ueber die seinerzeit von Unger beschriebenen Strukturbietenden Pflanzenreste des Unterculm von Saalfeld in Thüringen. (*Abhand. d. Kgl. Preuss. geol. Landesanstalt.* Neue Folge, Heft 23, Berlin. 1896).

37. Stenzel, G. — Die Gattung *Tubicaulis* Cotta (*Mitth. aus dem kgl. min.-geol. Museum in Dresden.* Heft 8, 1889).

38. —— Nachträgliche Bemerkungen zur Gattung *Tubicaulis* Cotta (*Bot. Ztg.* Vol. 54, 1896).

39. Stopes, Miss Marie C. — A new fern from the Coal Measures : *Tubicaulis Sutcliffii* spec. nov. (*Memoirs and Proceed. of the Manchester Lit. and Phil. Society.* Vol. 50, Part III, 1906).

40. Tansley, A.-G. — Lectures on the evolution of the Filicinean vascular system (*New Phytologist,* 1907).

41. Williamson, W.-C. — On the organisation of the fossil plants of the lower Coal Measures. (*Philosophical transact. of the Royal Society of London*).

41. —— Part VI. Ferns. 1874.

42. —— Part VIII. — 1876.

43. —— Part X. — 1879.

44. —— Part XV. — 1888.

45. —— Part XVI. — 1889.

46. Zeiller, R. — Eléments de Paléobotanique. Paris, 1900.

47. —— Les Végétaux fossiles et leurs enchaînements. (*Revue du mois*, 1907).

EXPLICATION DES PLANCHES

ABRÉVIATIONS
employées dans l'explication des planches.

Coll. B. R. = Collection B. Renault au Museum d'Histoire Naturelle de Paris.
Coll. Roche = Collection Roche au Museum d'Histoire Naturelle de Paris.
Coll. M. H. = Collection Maurice Hovelacque.
Coll. générale, Lille. = Collection générale de lames minces du Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Lille.
Coll. Will. = Collection Williamson au British Museum (South Kensington, Londres).
Coll. générale, British Museum. = Collection générale de lames minces du British Museum (South Kensington, Londres).
Coll. Unger, Berlin. = Collection Unger, à la Bergakademie de Berlin (Echantillons originaux d'Unger provenant du Culm de Saalfeld en Thuringe et préparations faites avec ces échantillons originaux).

Remarque. — Sur toutes nos figures la face antérieure de la fronde (ou de ses ramifications) est tournée vers l'observateur.

PLANCHE I.

Stauropteris oldhamia. — Etapteris Tubicaulis. Gyropteris sinuosa. — Diplolabis Römeri.

Fig. 1. — *Stauropteris oldhamia*, Binney. Préparation renfermant plusieurs sections de la fronde et de ses ramifications. — Shore-Littleborough. — Collect. personnelle. — Gr = 2,5.

O, O, gros pétioles de *S. oldhamia*.

O_2, rachis secondaire, détaché du rachis primaire O_1. Le rachis O_2, est représenté grossi : fig. 29, pl. V.

Fig. 2. — *Etapteris Tubicaulis*, Gœppert. Section transversale d'un rachis primaire. — Calcaire carbonifère de Falkenberg. — Préparation, faite avec l'échantillon original de Gœppert. Musée géologique de l'Université de Breslau. — Gr = 5,2.

Le détail de cette préparation est représenté : fig. 93, pl. XIII et fig. 109, pl. XVI.

Fig. 3. — *Gyropteris sinuosa*, Gœppert. Section transversale d'un rachis primaire. — Calcaire carbonifère de Falkenberg. — Préparation faite avec l'échantillon original de Gœppert. Musée géologique de Breslau. — Gr = 5,2.

Le détail de cette préparation est représenté : pl. XIV.

Fig. 4. — *Diplolabis Römeri*, de Solms. Section tranversale d'un rachis primaire. — Calcaire carbonifère de Falkenberg. — Préparation faite avec l'un des échantillons originaux décrits par M. de Solms-Laubach. Musée géologique de Breslau. — Gr = 2.

Fig. 5. — *Diplolabis Römeri*, de Solms. Section transversale d'un rachis primaire. — Préparation originale du *D. esnostensis* de Renault. — Silex d'Esnost. — Coll. B. R., B. 167. c. 8. — Gr. = 5.

Le détail de cette préparation est représenté : fig. 96, pl. XIV.

Fig. 5*bis*. — *Diplolabis Römeri*, de Solms. Section transversale d'un rachis secondaire. — Silex d'Esnost. — Coll. Roche. B. 9, c. 209. — Gr = 5.

Le détail de la masse ligneuse est représenté grossi : fig. 97, pl. XIV.

Fig. 6. — *Etapteris diupsilon*, Williamson. — Section transversale d'un rachis primaire. — Toit du *Bullion coal* près de Burnley. — Préparation originale de Williamson. — Coll. Will., c. 216. — Gr = 3.

La masse ligneuse est représentée grossie : fig. 110, pl. XVI.

PLANCHE II.

Metaclepsydropsis duplex. — Stauropteris oldhamia : état moyen de la trace foliaire.

Fig. 7. — Rachis primaire de *Metaclepsydropsis duplex*, Williamson, entouré de rachis secondaires. — Burntisland. — Collection personnelle. — Gr = 5.

La masse ligneuse du rachis primaire est représentée grossie : fig. 90, pl. XIII.

R_2, R_2, rachis secondaires.

Fig. 8. — *Stauropteris oldhamia*, Binney ; section transversale de la masse libéro-ligneuse d'un rachis primaire. — Oldham. — Préparation n° V. 9115. Coll. générale, British Museum. — Gr. = 26.

Les détails de la masse ligneuse sont représentés fig. 9, 10, 11 et 12.

Fig. 9. — *Stauropteris oldhamia*. Le massif ligneux postérieur gauche. (Région de la fig. 8, grossie). — Gr = 75.

Δ^p_g, pôle fondamental postérieur.
R_p, renflement récepteur postérieur rudimentaire.

Fig. 10. — *S. oldhamia*. Le massif ligneux antérieur gauche. (Région de la fig. 8, grossie). — Gr = 75.

Δ^a_g, pôle fondamental antérieur gauche.
R_a, renflement récepteur antérieur.
L_g, massif libérien latéral gauche.
l. i., liber interne.

Fig. 11. — *S. oldhamia*. Le massif ligneux postérieur droit, montrant le début de la formation de la pièce sortante. (Région de la fig. 8, grossie). — Gr = 75.

Δ^p_d, pôle fondamental postérieur droit.
1_p, premier pôle destiné à la demi-pièce sortante postérieure.
R_p, renflement récepteur postérieur.
M_p, maximum libérien postérieur.
L_d, massif libérien latéral droit.
tf. s., tissu fondamental sclérifié.

Fig. 12. — *S. oldhamia*. Le massif ligneux antérieur droit, montrant le début de la formation de la pièce sortante. (Région de la fig. 8, grossie). — Gr = 75.

Δ^a_d, pôle fondamental antérieur.
1_a, premier pôle destiné à la demi-pièce sortante antérieure.
R_a, renflement récepteur antérieur.
M_a, maximum libérien antérieur.

Fig. 13. — *S. oldhamia*. Section transversale d'un rachis primaire. La masse ligneuse offre une pièce sortante en préparation sur son côté droit. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 19.

Δ^p_d, pôle fondamental postérieur droit.
1, premier pôle destiné à la demi-pièce sortante postérieure.
tf. s', tissu fondamental sclérifié : couche la plus profonde à gros éléments.
tf. s'', tissu fondamental sclérifié ; région extérieure à éléments plus petits et plus épaissis.
t. a., tissu aérifère.

PLANCHE III.

Stauropteris oldhamia, Binney.
Etat plus avancé de la ramification.

Fig. 14. — Section transversale d'un rachis primaire de petite taille. La sortie en préparation sur le côté droit de la trace foliaire est à un état aussi avancé que sur la fig. 13, pl. II.— Oldham (Upper Foot Mine).— Collection personnelle. — Gr = 26.

Δ^p_d, pôle fondamental postérieur droit.
1, premier pôle sortant.
L_g, massif libérien latéral gauche.
M_a, maximum libérien antérieur.

Fig. 15. — Section transversale d'un rachis primaire. La sortie en préparation sur le côté droit de la trace foliaire est à un état plus avancé que sur les fig. 13 (pl. II) et 14. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 20.

L_g, massif libérien latéral gauche.
L_d, massif libérien latéral droit.
tf. s., tissu fondamental sclérifié.

Fig. 16. — Région de la fig. 15, grossie. — Gr = 64.

Δ^p_d, pôle fondamental postérieur droit.
1 et 2, pôles sortants.
M_p, maximum libérien postérieur.
s. i., sinus libérien interne destiné à la demi-pièce sortante postérieure.

Fig. 17. — Région de la fig. 15, grossie. — Gr = 64.

Δ^a_d, pôle fondamental antérieur droit.
1 et 2, pôles sortants.
M_a, maximum libérien antérieur.
s. i., sinus libérien interne destiné à la demi-pièce sortante antérieure.

Fig. 18. — Section transversale d'un rachis primaire. Etat de la ramification plus avancé que sur la fig. 15. — Oldham. — Collection M. H., B. 6, c. 442. — Gr = 25.

S_p, demi-pièce sortante postérieure.
S_a, demi-pièce sortante antérieure.
h_a, sortie hâtive antérieure.

Fig. 19. — La demi-pièce sortante postérieure. Région de la fig. 18, grossie.— Gr = 64.

Δ^p_d, pôle fondamental postérieur droit.
1 et 2, pôles sortants.
s. i., sinus libérien interne de la demi-pièce sortante.
s. e., sinus libérien externe de la demi-pièce sortante.

PLANCHE IV.

Stauropteris oldhamia, Binney. — Libération des demi-pièces sortantes.

Fig. 20. — Section transversale d'un rachis primaire. Etat de la ramification plus avancé que sur la fig. 18, pl. III. — Oldham. — Préparation : V. 9119. Coll. générale, British Museum. — Gr = 26.

S_p, demi-pièce sortante postérieure.
S_a, demi-pièce sortante antérieure.

Fig. 21. — La demi-pièce sortante postérieure. Région de la fig. 20, grossie. — Gr = 75.

Δ^p_d, pôle fondamental postérieur droit.
1, 2 et 3, pôles fondamentaux de la demi-pièce sortante ; 4, point où apparaît le quatrième pôle de la demi-pièce sortante.
s. i., sinus libérien interne.
h_p, sortie hâtive postérieure.

Fig. 22. — La demi-pièce sortante antérieure. Région de la fig. 20, grossie. — Gr = 75.

Δ^a_d, pôle fondamental antérieur droit.
s. e., sinus libérien externe de la demi-pièce sortante.
h_a, sortie hâtive antérieure.
Les autres caractères ont la même signification que sur la fig. 21.

Fig. 23. — Section transversale d'un rachis primaire en voie de ramification. — Oldham. — Collection personnelle. — Gr = 9.

S_p, demi-pièce sortante postérieure.
h_p, sortie hâtive postérieure.
La demi-pièce sortante antérieure n'a pas été rencontrée par la coupe.

Fig. 24. — Section transversale d'un rachis primaire, faisant suite à la section de la fig. 23. — Oldham (Upper foot Mine). — Collection de l'Université de Genève. — Gr = 9.

S_p, demi-pièce sortante postérieure ; elle s'est rendue dans un rachis secondaire.
sp, sporange.

Fig. 25. — Masse ligneuse du rachis primaire de la fig. 24, grossie. — Gr = 26. On constate qu'il y a une sortie en préparation sur le côté gauche de la trace foliaire.

Δ^p_g, pôle fondamental postérieur gauche.
Δ^a_g, pôle fondamental antérieur gauche.
1 et 1, premiers pôles destinés à la pièce sortante gauche.
Δ^p_d, pôle fondamental postérieur droit.
L_d, massif libérien latéral droit.
L_g, massif libérien latéral gauche.
R_p, renflement récepteur postérieur gauche.

PLANCHE V.

Stauropteris oldhamia, Binney. — Rachis de second ordre

Fig. 26. — Section transversale d'un rachis primaire en voie de ramification. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 13.

S_p, demi-pièce sortante postérieure.
S_a, demi-pièce sortante antérieure.
h_p, sortie hâtive postérieure.
h_a, sortie hâtive antérieure.
un., fines ramifications de la fronde de *S. oldhamia.*

Fig. 27. — La demi-pièce sortante postérieure. Région grossie de la fig. 26. — Gr = 64.

δ_1, δ_2, δ_3, δ_4, pôles fondamentaux de la demi-pièce sortante, énumérés suivant leur ordre d'apparition.
s.i., sinus libérien interne de la demi-pièce sortante.
s.e., sinus libérien externe de la demi-pièce sortante.

Ces sinus libériens deviendront les maxima libériens antérieur et postérieur du rachis secondaire.

Fig. 28. — La demi-pièce sortante antérieure. Région grossie de la fig. 26. — Gr = 64.

Mêmes lettres que sur la fig. 27.
L_d, massif libérien latéral droit de la demi-pièce sortante.

Les régions polaires δ_1 et δ_2, sont en avance sur les régions δ_3 et δ_4.

Fig. 29. — Section transversale d'un rachis secondaire. C'est le rachis O_2 de la fig. 1, pl. I, grossi. Il vient de se détacher du rachis primaire O_1 et porte encore fixé sur lui la sortie hâtive, h_a. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 20.

Fig. 30. — Section transversale d'un rachis secondaire. Elle fait suite à la section de la fig. 29.— Shore-Littleborough.— Collection personnelle.—Gr = 28.

Fig. 31. — Masse libéro-ligneuse du rachis secondaire de la fig. 30, grossie. — Gr = 75.

δ_1, δ_2, δ_3, δ_4, pôles fondamentaux énumérés suivant leur ordre d'apparition.
1, 1, premiers pôles destinés à la pièce sortante en préparation sur le côté droit de la masse ligneuse.
M_p, maximum libérien postérieur.
M_a, maximum libérien antérieur.
L_d, massif libérien latéral droit.

En comparant la fig. 31 à la fig. 28 et à la fig. 26, on voit que les rachis secondaires se ramifient parallèlement au rachis primaire, qui les porte.

PLANCHE VI.

Stauropteris oldhamia, Binney. — Ramifications d'ordre supérieur.

Fig. 32. — Rachis de troisième ordre à bois triangulaire hexapolaire. Section transversale de la masse libéro-ligneuse. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 64.

δ^a_g, δ^p_g pôles fondamentaux gauches.

δ^a_d, δ^p_d, points où se reformeront les deux pôles fondamentaux droits de la pièce principale, lors du départ de la pièce sortante.

1, 2, pôles destinés aux demi-pièces sortantes.

hp, sortie hâtive postérieure.

ha, sortie hâtive antérieure.

Fig. 33. — Rachis de troisième ordre, en voie de ramification. La masse ligneuse triangulaire à six pôles de la fig. 32 s'est divisée en trois ; elle a donné une masse ligneuse principale, pourvue de quatre pôles, et deux demi-pièces sortantes triangulaires, accompagnées chacune d'une sortie hâtive. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 64.

S*a*, S*p*, demi-pièces sortantes.

ha, *hp*, sorties hâtives.

Fig. 34. — Rachis de second ou de troisième ordre en voie de ramification. Section transversale de la masse libéro-ligneuse et de la pièce sortante. Les deux demi-pièces sortantes triangulaires sont encore unies par une large bande d'éléments ligneux.— Shore-Littleborough.— Collection personnelle. — Gr = 64.

1, 2, pôles des demi-pièces sortantes, numérotés suivant leur ordre d'apparition.

Fig. 35. — Ensemble de ramifications d'ordre supérieur de la fronde de *S. oldhamia*. — Shore-Littleborough. — Coll. générale, Lille. — Gr = 19.

tr., ramifications de quatrième ordre à bois triangulaire tripolaire.

un., fines ramifications à faisceau indéterminé.

rad., radicelle.

Certaines ramifications sont coupées obliquement ou longitudinalement.

Fig. 36. — Ensemble de ramifications d'ordre supérieur de la fronde de *S. oldhamia*. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 13.

Mêmes lettres que sur la fig. 30.

Fig. 37. — Rachis de quatrième ordre à bois triangulaire tripolaire. Section transversale. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 64.

ép., épiderme.

t. a., tissu aérifère.

tf. s., tissu fondamental sclérifié.

Fig. 38. — Fine ramification à faisceau indéterminé. Section transversale. — Shore-Littleborough. — Coll. générale, Lille. — Gr = 80.

Fig. 39. — Fine ramification, enroulée à son extrémité. L'épiderme est vu de face sur une partie de l'organe.— Shore-Littleborough.— Collection personnelle. — Gr = 75.

st., stomates vus de face.

Fig. 40. — Lambeau d'épiderme vu de face et montrant un stomate, *st.* — Collection personnelle. — Gr = 150

Fig. 41. — Fine ramification, coupée obliquement au voisinage de son extrémité. — Shore-Littleborough. — Coll. générale, Lille. — Gr = 75.

t.a., tissu aérifère, prenant un aspect palissadique.
va., vaisseaux scalariformes.

PLANCHE VII.

Stauropteris oldhamia, Binney. — Cellules criblées. Tissu aérifère. — Sorties hâtives. — Sporanges.

Fig. 42. — Section longitudinale oblique à travers un maximum libérien d'un rachis primaire. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 150.

cr., plages criblées sur les parois des gros tubes libériens.
ph., liber.
va., vaisseaux scalariformes.

Fig. 43. — Section longitudinale passant par un pôle ligneux. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 150.

tr., trachée.
va., vaisseaux scalariformes.

Fig. 44. — Section longitudinale oblique du liber. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 150.

cr., tubes libériens offrant des plages criblées sur leurs parois.

Fig. 45. — Section transversale de la surface d'un gros pétiole. Région de la fig. 26, pl. V, grossie. — Gr = 75.

ép., épiderme.
t.a., tissu aérifère.
tf. s., tissu fondamental sclérifié.

Fig. 46. — Section transversale d'une sortie hâtive. La masse ligneuse offre des signes de division. — Oldham (Upper foot mine). — Collection personnelle. — Gr = 64.

Fig. 47. — Section transversale de la surface d'un pétiole. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 64.

ép., épiderme.
t. a., tissu aérifère très développé.

Fig. 48. — Section transversale d'un stomate, *st.*, et de l'épiderme. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 130.

Fig. 49. — Section transversale d'une sortie hâtive. (Sortie hâtive postérieure *hp*, de la fig. 26, pl. V). — Shore-Littleborough. — Gr = 75.

Fig. 50. — Section transversale d'un rachis de second ordre, offrant un tissu aérifère très développé. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 19.

t. a., tissu aérifère, provoquant des plissements très étendus de la surface du pétiole.
tf. s., tissu fondamental sclérifié.

Fig. 51. — Fine ramification à faisceau indéterminé. Section transversale. — Shore-Littleborough. Collection personnelle. — Gr = 64.

t.a., tissu aérifère à aspect palissadique.
ép., épiderme.

Fig. 52. — Sporange. Section non méridienne. Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 64.

st., stomium.
n, tissu nutritif.
sp., spores.

Fig. 53. — Sporange. Section presque méridienne. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 64.

Mêmes lettres que sur la fig. 52. Les deux lèvres du stomium ont glissé l'une sur l'autre.

PLANCHE VIII.

Stauropteris burntislandica, P. Bertrand.

Fig. 54. — Rachis primaire. Section transversale. — Burntisland. — Collect. M. H., B. 5, c. 346. — Gr = 19.

Le détail de la masse ligneuse est représenté, fig. : 55, 56 et 57.

Fig. 55. — La région postérieure gauche de la trace foliaire. Région de la fig. 54, grossie. — Gr = 75.

Δ^p_g, pôle fondamental postérieur gauche.
L_g, massif libérien latéral gauche.
myc., filaments mycéliens, circulant dans le liber.

Fig. 56. — La région postérieure droite de la trace foliaire. Région de la fig. 54, grossie. — Gr = 75.

Δ_d^p, pôle fondamental postérieur droit.
R_p, renflement récepteur postérieur.
M_p, maximum libérien postérieur.
L_d, massif libérien latéral droit.

Fig. 57. — La région antérieure droite de la trace foliaire. Région de la fig. 54, grossie. — Gr = 75.

Δ_d^a, pôle fondamental antérieur droit.
M_a, maximum libérien antérieur.
R_a, renflement récepteur antérieur.

Fig. 58. — Section transversale de la surface d'un rachis primaire. Région de la fig. 54, grossie. — Gr = 75.

tf. s., tissu fondamental sclérifié.
ép., épiderme, directement en contact avec le tissu fondamental sclérifié.

Fig. 59. — Rachis primaire en voie de ramification. Section transversale. — Burntisland. — Collect. générale, Lille. — Gr = 13.

S_a, S_p, demi-pièces sortantes antérieure et postérieure, se rendant dans deux rachis secondaires distincts.
h_p, aphlebia postérieure.
h_a, aphlebia antérieure, se divisant en fines lanières.

PLANCHE IX.

Ankyropteris bibractensis, var. westphaliensis, P. Bertrand
Ankyropteris Williamsoni, P. Bertrand.

Fig. 60. — *Ankyropteris bibractensis*, var. *westphaliensis*. Section transversale d'un rachis primaire. — Collect. M. H., B. 8, c. 557. — Gr = 13.

g. s., gaine mécanique sclérifiée.

Fig. 61. — *A. b.* var. *westphaliensis*. Section transversale de la surface d'un rachis primaire. — Région de la fig. 60, grossie. — Gr = 64.

t. a., tissu assimilateur.
g. s., gaine mécanique sclérifiée.
tf., tissu fondamental.
pil., émergence.

Fig. 62. — *A. b.* var. *westphaliensis*. Section transversale de la masse libéro-ligneuse d'un rachis primaire. Région de la fig. 60, grossie. — Gr = 26.

Apl., apolaire médiane.
Fi. filament.
Ant. p., antenne postérieure.
Ant. a., antenne antérieure.

Fig. 63. — Les deux pôles fondamentaux postérieurs de la trace foliaire. Région de la fig. 62, grossie. — Gr = 58.

Δ^p_g, pôle postérieur gauche.
Δ^p_d, pôle postérieur droit.
Fi, filaments.
R_p, R_p, renflements récepteurs postérieurs.

Fig. 64. — *A. bibractensis*, var. *westphaliensis*. Section transversale d'un rachis primaire, au voisinage de son extrémité. — Halifax. — Collection M. H., B. 6, c. 297. — Gr = 22.

g.s, gaîne mécanique sclérifiée.

Fig. 65. — *A. b.* var. *westphaliensis*. Section transversale de la masse ligneuse du pétiole de la fig. 64. — Gr = 52.

Ant. a., antenne antérieure.
Ant. p., antenne postérieure.
Apl., apolaire médiane.
Δ^a_g, pôle antérieur gauche.
Δ^p_g, pôle postérieur gauche.
Fi., filament.
R_a, renflement récepteur antérieur.
R_p, renflement récepteur postérieur.

Fig. 66. — *Ankyropteris Williamsoni*. Section transversale d'un rachis primaire. — Shore-Littleborough. — Collection personnelle. — Gr = 45.

g.s., gaîne mécanique sclérifiée.
S, pièce sortante.

Fig. 67. — *A. Williamsoni*. Section transversale de la masse ligneuse et de la pièce sortante. La structure de la pièce sortante est identique à celle de la pièce sortante d'*A. b.* var. *westphaliensis*, représentée fig. 77, pl. XI.— Gr = 64.

Apl., apolaire médiane.
R_a, renflement récepteur antérieur.
R_p, R_p, renflements récepteurs postérieurs.
Fi, filament.
Δ^p_d, pôle fondamental postérieur droit.
Δ^a_g, pôle fondamental antérieur gauche.

Les mêmes lettres ont été employées pour la pièce principale et pour la pièce sortante. Cette dernière n'a ni renflements récepteurs antérieurs, ni pôles fondamentaux antérieurs.

PLANCHE X.

Ankyropteris bibractensis, var. westphaliensis, P. Bertrand. Emission de la pièce sortante.

Fig. 68. — Section transversale d'un rachis primaire, montrant le début d'une sortie sur le côté gauche de la trace foliaire. — Dulesgate. — Collection personnelle. — Gr = 13.

Fig. 69. — Début de la sortie sur un rachis primaire. Région de la fig. 68, grossie. — Gr = 26.

Apl., apolaire médiane.
Ant. a., antenne antérieure.
Fi, filament.
in., masse composée de petits éléments scalariformes, fixée sur la base de l'antenne antérieure. Cette masse deviendra l'anneau réparateur interne.

Fig. 70. — Section transversale de la masse ligneuse d'un rachis primaire. — Collect. M. H., B. 6, c. 393. — Gr = 20.

in., anneau ligneux réparateur interne.

Fig. 71. — Anneau réparateur interne de la fig. 70, plus grossi. — Gr = 32.

Ant. a., antenne antérieure.
Ant. p., antenne postérieure.
Apl., apolaire médiane.
A_n, portion de l'anneau réparateur interne, qui deviendra l'arc antérieur de l'anneau sortant définitif.
P_n, portion du filament, qui deviendra l'arc postérieur de l'anneau sortant définitif.

Fig. 72. — Section transversale d'un rachis primaire de grande taille, en voie de ramification. — Coll. générale, Lille. — Gr = 9.

S, anneau sortant définitif.
tf', tissu fondamental à parois minces, offrant des lacunes radiales, dues au retrait subi par le tissu.
tf'', tissu fondamental à parois plus résistantes.
g.s., gaîne mécanique sclérifiée.

Fig. 73. — Détail de la ramification du rachis primaire de la fig. 72. — Gr = 19.

P_n, arc postérieur de l'anneau sortant définitif n.
A_n, arc antérieur de l'anneau sortant définitif n.
E, E, extrémités de l'anneau sortant définitif n.
P_{n+1}, portion de l'anneau réparateur interne, qui servira à *réparer* le filament après le départ de la sortie n et qui deviendra l'arc postérieur de la sortie $n + 1$.
R_a, renflement récepteur antérieur.
Δ_d^a, pôle fondamental antérieur.
F_p, segment postérieur du filament.
F_a, segment antérieur du filament.

Fig. 74. — Section transversale de la pièce sortante d'un rachis primaire, accompagnée de deux sorties hâtives. Région de la fig. 75, pl. XI, grossie. — Collect. M. H., B. 8, c. 562. — Gr = 23.

h, h, sorties hâtives émises par la pièce sortante et destinées à deux aphlebia.
tf. s., tissu fondamental sclérifié.
rad., racine intrusive.

PLANCHE XI.

Ankyropteris bibractensis, var. westphaliensis. — Ankyropteris Grayi. — Asterochlœna laxa. — Calamopitys Saturni.

Fig. 75. — Partie d'une préparation, offrant deux rachis primaires d'*A. b.* var. *westphaliensis,* P. Bertrand. L'un d'eux est en voie de ramification.— Collection M. H., B. 8, c. 562. — Gr = 5.

K, masse ligneuse écrasée du rachis primaire en voie de ramification.
S, pièce sortante. Le détail est représenté fig. 74, pl. X et fig. 76.

Fig. 76. — *Ankyropteris bibractensis,* var. *westphaliensis,* P. Bertrand. Section transversale d'une pièce sortante destinée à un rachis secondaire. Région de la fig. 75, grossie. — Gr = 64.

Apl., apolaire médiane.
R_p, R_p, renflements récepteurs postérieurs.
Fi, filament.
δ^p_d, pôle fondamental postérieur droit.
Il n'y a pas d'organes récepteurs antérieurs.

Fig. 77. — *A. b.* var. *westphaliensis.* Section transversale d'une pièce sortante destinée à un rachis secondaire. Cette section fait suite immédiatement à la section de la fig. 76. — Coll. M. H., B. 8, c. 561. — Gr = 64.

Mêmes lettres que sur la fig. 76.
δ^p_g, pôle fondamental postérieur gauche.

Fig. 78. — *Ankyropteris Grayi,* Williamson. Section transversale de la masse ligneuse du stipe. — Collect. Will., c. 1919 A. — Gr = 9.

tf., tissu fondamental à parois minces.
tf. s., tissu fondamental sclérifié.
0, 1, 2, 3, 4, états successifs de la trace foliaire sortante.
5, massif complexe, représentant une trace foliaire sortante et un stipe axillaire soudés ensemble.

Fig. 79. — *A. b.* var. *westphaliensis.* Section transversale de la masse ligneuse d'un rachis primaire. L'aspect de la trace foliaire est ici un peu différent de l'aspect normal, présenté par les pétioles des pl. IX et X ; les antennes posté-

rieures semblent prolonger l'apolaire médiane. — Dulesgate. — Collect. personnelle. — Gr = 25.

Apl., apolaire médiane.
R_p, renflements récepteurs postérieurs.
Ant. a, antenne antérieure.

Fig. 80. — *A. b.* var. *westphaliensis.* Section transversale d'un rachis secondaire. — Collect. M. H., B. 8, c. 558. — Gr = 64.

Apl., apolaire médiane.
S, anneau ligneux sortant destiné à un rachis tertiaire.
g.s., gaîne mécanique sclérifiée.

Fig. 81. — *Asterochlœna laxa,* Stenzel. Section transversale d'une trace foliaire sortante. — Chemnitz. — Collect. de Solms, préparation n° 484, c. 2 a. — Gr = 26.

Apl., apolaire médiane.
R_p, R_a, renflements récepteurs postérieur et antérieur.
S, anneau ligneux sortant destiné à un rachis secondaire.

Fig. 82. — *Calamopitys Saturni*, Unger. Section transversale d'une trace foliaire sortante. Culm de Saalfeld. — Coll. Unger, Berlin. Prépar. n° 30. — Gr = 64.

Δ, Δ, régions occupées par les éléments de protoxylème.
x, bois primaire centrifuge (?)
B_2, bois secondaire formant un anneau régulier dans le stipe et se prolongeant autour du bois primaire de la trace foliaire sortante.

PLANCHE XII.

Ankyropteris corrugata, Williamson.
Fronde et Stipe.

Fig. 83. — Section transversale d'un rachis primaire. — Collect. M. H., B. 6, c. 403. — Gr = 13.

tf., tissu fondamental.
g. s., gaîne mécanique sclérifiée.
t.a., tissu assimilateur revêtu d'un épiderme.
pil., épines couvrant la surface du pétiole.

Fig. 84. — Masse libéro-ligneuse du rachis primaire de la fig. 83, grossie. — Gr = 30.

Apl., apolaire médiane.
R_a, R_p, renflements récepteurs antérieur et postérieur.
Ant. a., *Ant. p.*, antennes antérieure et postérieure.
Fi., filament.
M_a, maximum libérien antérieur.
S, anse du filament, qui deviendra l'anneau sortant définitif.

Fig. 85. — Section transversale d'un rachis primaire en voie de ramification. — Coll. de Solms. Prépar., n° 401. — Gr = 13.

Fig. 86. — Masse libéro-ligneuse du rachis primaire de la fig. 85, grossie. — Gr = 30.

tf., tissu fondamental.
S, anneau sortant définitif.

Il ne s'est pas formé d'anneau réparateur interne.

Fig. 87. — Section transversale de l'anneau libéro-ligneux d'un stipe d'*A. corrugata*. — Oldham. — Coll. Will., prépar. n° 245. (Echantillon original de Williamson). — Gr = 9.

φ, trace foliaire sortante.
rad., point de départ d'un faisceau destiné à une racine.
t.i., tissu interne, fibres primitives (?)
s.c., petits faisceaux destinés aux écailles, qui couvrent la surface du stipe.

Fig. 88. — Trace foliaire sortante, encore située à l'intérieur du stipe. — Oldham. — Coll. Will., prépar. n° 253. (Echantillon original de Williamson). — Gr = 26.

T_g, T_d, centres trachéens.
t.i., tissu interne, fibres primitives (?)
ph., liber. Les grosses cellules criblées que l'on voit ici, sont habituellement écrasées dans la fronde (fig. 84 et 86, M_a).

Fig. 89. — Trace foliaire sortante pénétrant dans la fronde. — Huddersfield. Coll. M. H., B. 6, c. 399. — Gr = 26.

Apl., apolaire médiane.
Δ^p_d, Δ^a_d, pôles fondamentaux droits postérieur et antérieur.
Fi., filament.

PLANCHE XIII.

Metaclepsydropsis duplex. – Etapteris Tubicaulis. Clepsydropsis antiqua.

Remarque. — Les chiffres placés au bas des fig. 90, 91 et 93, indiquent les états successifs de la pièce sortante. Les mêmes chiffres ont été employés sur les fig. : 96, pl. XIV ; 109, 111, 113 et 114, pl. XVI ; ils permettront de comparer directement les états successifs de la pièce sortante chez les *Metaclepsydropsis*, les *Diplolabis* et les *Etapteris*.

Fig. 90. — *Metaclepsydropsis duplex*, Williamson. Section transversale de la masse ligneuse d'un rachis primaire. L'ensemble du pétiole est représenté : fig. 7. pl. II. — Burntisland. — Coll. personnelle. — Gr = 20.

Apl., apolaire médiane.

R_a, R_p, renflements récepteurs antérieur et postérieur.

S_d, pièce sortante droite, déterminant la formation d'une boucle périphérique temporaire.

S_g^a, S_g^p, demi-pièces sortantes gauches, unies l'une à l'autre, constituant un seul arc à concavité tournée vers la pièce mère.

ph., liber contracté par le retrait.

Fig. 91. — *M. duplex*. Section transversale de la masse ligneuse d'un rachis primaire. Cette section fait suite immédiatement à celle de la fig. 90. — Burntisland. — Coll. personnelle. — Gr = 20.

Δ_d^a, Δ_d^p, pôles fondamentaux droits antérieur et postérieur.

S_g^a, S_g^p, demi-pièces sortantes gauches sur le point de se séparer, pour se rendre chacune dans un rachis secondaire.

La pièce sortante droite, qui détermine la formation d'une boucle phériphérique temporaire sur le côté droit de la trace foliaire, est brisée accidentellement sur cette section.

tf. s., tissu fondamental sclérifié.

Fig. 92. — *M. duplex*. Section transversale de la masse ligneuse d'un rachis secondaire. — Burntisland. — Coll. M. H., B. 5, c. 348. — Gr = 30.

Apl., apolaire médiane.

R_p, R_p, renflements récepteurs postérieurs.

R_a, petite saillie de la masse ligneuse, représentant les organes récepteurs antérieurs ; de part et d'autre de cette saillie, on trouverait les pôles fondamentaux antérieurs.

Δ_d^p, pôle fondamental postérieur droit.

S_d, S_g, arcs sortants destinés aux rachis tertiaires.

Fig. 93. — *Etapteris Tubicaulis*, Gœppert. Section transversale de la masse ligneuse d'un rachis primaire. L'ensemble du pétiole est représenté : fig. 2, pl. I. — Original de Gœppert. Musée géologique de Breslau. — Gr = 20.

Apl., apolaire médiane.

Ant. p., antenne postérieure (= pédoncule).

R_p, R_p, renflements récepteurs postérieurs (= pièces réceptrices proprement dites).

G, petits éléments scalariformes formant le bord externe de la pièce réceptrice proprement dite. Ces éléments constituent la première ébauche de la pièce sortante.

S_d^p, S_d^a, demi-pièces sortantes droites, en train de fusionner pour former un seul arc.

S_g, pièce sortante gauche, résultant de la fusion de deux demi-pièces sortantes.

Δ_g^a, pôle fondamental antérieur gauche.

Fig. 94. — *Clepsydropsis antiqua,* Unger. Section transversale d'un rachis primaire ; le pétiole a été cassé en biseau et les fragments ont glissé l'un sur l'autre, puis se sont ressoudés ; il en résulte que le pétiole, en section transversale, semble avoir deux masses ligneuses. — Culm de Saalfeld. — Coll. Unger, Berlin. Prépar. n° 25. — Gr = 19.

tf. s., tissu fondamendal sclérifié.
T*d*, ellipse polaire droite.

Fig. 95. — *C. antiqua.* Extrémité droite de la masse ligneuse du pétiole de la fig. 94. Les éléments de protoxylème paraissent distribués sur tout le pourtour d'une ellipse intérieure au bois. — Gr = 64.

Les anneaux sortants destinés aux rachis secondaires prennent naissance au sommet du grand axe de l'ellipse polaire.

PLANCHE XIV.

Diplolabis Römeri. — Gyropteris sinuosa.

Fig. 96. — *Diplolabis Römeri,* de Solms. Section transversale de la masse ligneuse d'un rachis primaire. L'ensemble du pétiole est représenté : fig. 5, pl. I.— Esnost.— Coll. Renault, B. 167, c. 8. (Préparation originale de Renault). — Gr = 13.

Apl., apolaire médiane.
Ant. a., Ant. p., antennes antérieure et postérieure.
Δ^a_g, Δ^p_g, pôles fondamentaux gauches antérieur et postérieur.
R*a*, R*p*, renflements récepteurs antérieur et postérieur.
S, arc sortant, composé de deux demi-pièces sortantes soudées ensemble. Cet arc est en partie brisé par le retrait.
1, 2, états successifs de la pièce sortante.

Fig. 97. — *D. Römeri.* Section transversale de la masse ligneuse d'un rachis secondaire. L'ensemble du pétiole est représenté : fig. 5*bis*, pl. I. — Esnost. — Coll. Roche. B. 9, c. 209. — Gr = 26.

Apl., apolaire médiane.
R*p*, R*p*, renflements récepteurs postérieurs.
Δ^a_d, Δ^a_g, pôles fondamentaux antérieurs.
Δ^p_d, Δ^p_g, pôles fondamentaux postérieurs.
S*d*, S*g*, arcs sortants destinés à des rachis tertiaires.

Fig. 98. — *Gyropteris sinuosa,* Gœppert. Section transversale de la lame ligneuse d'un rachis primaire. L'ensemble du pétiole est représenté : fig. 3, pl. I. — Calcaire carbonifère de Falkenberg.— Musée minéralogique de Breslau. (Echantillon original de Gœppert). Gr = 9.

tf. s., tissu fondamental sclérifié.
Apl., apolaire médiane.

Fig. 99. — *G. sinuosa.* Extrémité gauche de la lame ligneuse de la fig. 98. — Gr = 19.

Ant. p., antenne postérieure.
R_p, renflement récepteur postérieur.
R_a, organe récepteur antérieur rudimentaire.
S_g, pièce sortante, adhérant encore au renflement récepteur.

Fig. 100. — *G. sinuosa.* Extrémité droite de la lame ligneuse de la fig. 98. — Gr = 19.

t. f., tissu fondamental à parois minces.
S_d, pièce sortante, ayant la forme d'un petit arc à concavité tournée vers la pièce mère.
Les autres lettres ont la même signification que sur la fig. 99.

Fig. 101. — *G. sinuosa.* La pièce réceptrice postérieure droite. Région de la fig. 98, grossie. — Gr = 30.

R_p, renflement récepteur postérieur.
Δ^p_d, pôle fondamental postérieur droit.
Δ^a_d, pôle fondamental antérieur droit.
S_d, pièce sortante destinée à un rachis secondaire ; elle a la même valeur que la demi-pièce sortante d'un rachis primaire de *Diplolabis* ; elle est comparable à l'arc sortant, S_d, d'un rachis secondaire de *Diplolabis* (fig. 97)

PLANCHE XV.

Zygopteris primaria. — Dineuron pteroïdes Tubicaulis solenites. — Anachoropteris Decaisnei.

Fig. 102. — *Zygopteris primaria*, Cotta. Section transversale de la masse ligneuse d'un rachis primaire. — Préparation faite d'après un fragment de l'échantillon original de Cotta. Collect. Roche. B. 62, coupe ? — Gr = 13.

Apl., apolaire médiane.

Fig. 103. — *Z. primaria.* Extrémité droite de la masse ligneuse de la fig. 102. — Gr = 19.

Ant. a., *Ant. p*, antennes antérieure et postérieure.
R_a, R_p, renflements récepteurs antérieur et postérieur.
S_a, S_p, demi-pièces sortantes, ayant la forme de petits arcs grêles, brisés et repliés accidentellement.

Fig. 104. — *Dineuron pteroïdes.* B. Renault. Section transversale d'un rachis primaire, — Esnost. — Coll. Roche. B. 11, c. 64. — Gr = 27.

Apl., apolaire médiane.
S_a, S_p, demi-pièces sortantes antérieure et postérieure.
tf., espace occupé primitivement par un tissu fondamental à parois minces, qui s'est contracté sous l'action du retrait.
tf. s., tissu fondamendal sclérifié.

Fig. 105. — *D. pteroïdes*. Extrémité droite de la masse ligneuse du même pétiole que celui de la fig. 104. — Collect. Roche. B. 11, c. 65. — Gr = 110 (environ).

R_p, renflement récepteur postérieur.
R_a, renflement récepteur antérieur.
Δ^p_d, pôle fondamental postérieur droit.

Fig. 106. — *Tubicaulis solenites*, Cotta. Section transversale d'une fronde peu éloignée du stipe. — Préparation faite avec un fragment de l'échantillon original de Cotta. — Collect. de Solms. Préparat. n° 89. — Gr = 13.

S_g, pièce sortante, divisée en deux demi-pièces.

Fig. 107. — *T. solenites*. Section transversale de la masse libéro-ligneuse d'un rachis primaire. — Collect. de Solms. Prépar. n° 89. — Gr = 19.

Apl., apolaire médiane.
R_p, R_p, renflements récepteurs postérieurs.
S_g, S_d, pièces sortantes.

Fig. 108. — *Anachoropteris Decaisnei*, B. Renault. Section transversale d'une fronde, dont les tissus extérieurs sont en grande partie détruits. — Silex permiens d'Autun. — Collect. générale. Lille. — Gr = 13.

Apl., lame ligneuse centrale.
R_d, R_g, pièces réceptrices.
Δ_d, Δ_g, pôles fondamentaux en forme de cupules.
px, groupes de protoxylème en forme de cupules également, destinés aux pièces sortantes.
S_n, masse ligneuse sortante complètement individualisée.

PLANCHE XVI.

Genre Etapteris.

Remarque. — Les chiffres inscrits au bas des fig. 109, 111, 113 et 114, indiquent les états successifs de la pièce sortante ; les mêmes chiffres ont été employés pour les fig. 90, 91 et 93, pl. XIII, et 96, pl. XIV ; les divers états de la pièce sortante sont comparables sur toutes ces figures.

Fig. 109. — *Etapteris Tubicaulis*, Gœppert. Section transversale de la trace foliaire d'un rachis primaire, accompagnée de plusieurs pièces sortantes destinées à des rachis secondaires. L'ensemble du pétiole est représenté fig. 2, pl. I ; le détail de la masse ligneuse est représenté : fig. 93, pl. XIII. — Préparation faite avec l'échantillon original de Gœppert. Musée géologique de Breslau. — Gr = 13.

Apl., apolaire médiane.
Ant., pédoncule (= antenne).
R, pièce réceptrice proprement dite (= renflement récepteur).
tf''., tissu fondamental à parois résistantes.
g. s., gaîne mécanique sclérifiée.
1, 2, 3, 5, Etats successifs de la pièce sortante. L'état 4 n'est pas représenté sur cette fig. ; il est visible sur la fig. 2, pl. I.

Fig. 110. — *Etapteris diupsilon*, Williamson. Section transversale de la trace foliaire d'un rachis primaire. L'ensemble du pétiole est représenté : fig. 6, pl. XVI. — Préparation originale de Williamson. Coll. Will., prépar., n° 216. — Gr = 9.

Apl., apolaire médiane.
Ant., pédoncule.
R, pièce réceptrice proprement dite.
Δ, pôle fondamental.

Fig. 111. — *Etapteris Scotti*, P. Bertrand. Section transversale d'un rachis primaire. — Collect. M. H., B. 5, c. 363. — Gr = 13.

tf'., tissu fondamental à parois minces, renfermant des glandes à gomme.
tf''., tissu fondamental à parois épaissies.
g. s., gaîne mécanique sclérifiée.

Fig. 112. — *E. Scotti*. Masse libéro-ligneuse du pétiole de la fig. 111. — Gr = 20.

Apl., apolaire médiane.
Ant., pédoncules.
R, pièce réceptrice proprement dite.
Δ, pôle fondamental.
M_a, maximum libérien antérieur, contenant une seule rangée de grosses cellules criblées.
tf'., tissu fondamental à parois minces.
gl., glandes à gomme.

Fig. 113. — *Etapteris Lacattei*, B. Renault. Section transversale de la masse libéro-ligneuse d'un rachis primaire. — Silex permiens d'Autun. — Collect. Roche, B. 1, c. 1. — Gr = 13.

M_p, maximum libérien postérieur, contenant deux rangées de grosses cellules criblées.
Les autres lettres ont la même signification que sur la fig. 112.

Fig. 114. — *E. Lacattei*. Section transversale d'un rachis primaire. — Silex de Grand'Croix. — Collect. de Solms. Prépar. n° 88. — Gr = 20.

tf''., tissu fondamental à parois épaissies ; le tissu fondamental à parois minces est en grande partie détruit ; il reste seulement çà et là quelques glandes à gomme.
g.s., gaîne mécanique sclérifiée.

TABLE

PREMIÈRE PARTIE.

Anatomie de la fronde du Stauropteris oldhamia, Binney.

CHAPITRE I. — Historique. — Généralités..... 15

CHAPITRE II. — Formation de la pièce sortante dans les gros rachis de *Stauropteris oldhamia*. — Les quatre files de ramifications. — Première justification de l'orientation assignée au pétiole..... 24

CHAPITRE III. — Les rachis de second ordre à bois plein quadrangulaire.— L'orientation des deux moitiés de la pièce sortante par rapport à la pièce mère. — Le *Stauropteris* de Burntisland..... 34

CHAPITRE IV. — Les rachis de troisième et de quatrième ordres à bois triangulaire.—Epuisement du quadruple de *Stauropteris oldhamia*. —Les aphlebia..... 43

CHAPITRE V. — Histologie..... 57

CHAPITRE VI. — Les fructifications du *Stauropteris oldhamia*..... 65

RÉSUMÉ de l'étude de la fronde du *Stauropteris oldhamia*..... 68

DEUXIÈME PARTIE.

Etude de la fronde dans le genre Ankyropteris.

CHAPITRE I. — Généralités sur la fronde de l'*Ankyropteris bibractensis*, var. *westphaliensis*..... 71

CHAPITRE II. — Formation de la pièce sortante dans le rachis primaire d'*A. bibractensis*, var. *westphaliensis*..... 80

CHAPITRE III. — Lecture de la pièce sortante. — L'orientation du rachis secondaire par rapport au rachis primaire dans la fronde d'*A. bibratensis*, var. *westphaliensis*..... 85

CHAPITRE IV. — Etude de la fronde de l'*Ankyropteris corrugata*..... 97

CHAPITRE V. — L'*Ankyropteris Williamsoni*..... 101

CHAPITRE VI. — Aperçu sur les stipes d'*Ankyropteris*..... 106

RÉSUMÉ de l'étude de la fronde dans le genre *Ankyropteris*..... 113

TROISIÈME PARTIE.

Anatomie comparée de la fronde chez les Zygoptéridées. Classification générale de cette famille.

Observations préliminaires 117
Chapitre I. — La trace foliaire dans les genres *Metaclepsydropsis*, *Clepsydropsis* et *Asterochlœna* 121
Chapitre II. — La trace foliaire dans les genres *Diplolabis* et *Zygopteris*. 132
Chapitre III. — La trace foliaire dans le genre *Etapteris* 140
Chapitre IV. — Relations du genre *Ankyropteris* avec les autres Zygoptéridées 153
Chapitre V. — Du genre *Ankyropteris* au genre *Stauropteris* 164
Chapitre VI. — Autres genres de Zygoptéridées. —La série *Diplolabis* — *Gyropteris* — *Tubicaulis*. — Le genre *Dineuron* 181
Chapitre VII. — Classification des Zygoptéridées d'après les caractères de leurs traces foliaires 194

QUATRIÈME PARTIE

Affinités des Zygoptéridées.

Chapitre I. — Rapports des Zygoptéridées avec les Anachoroptéridées et les Botryoptéridées 227
Chapitre II. — Rapports des Zygoptéridées avec les Fougères, qui ont une chaîne libéro-ligneuse à courbure directe dans leurs frondes... 240
Chapitre III. — Origine des Zygoptéridées 256
Chapitre IV. — Rapports des Zygoptéridées avec les Phanérogames anciennes (Cycadofilicinées) 264

Conclusions Générales du travail 271

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

Zoologie : Organisation des Echinoïdes. Leur distribution géologique.

Géologie : Les phénomènes glaciaires de l'époque permo-carbonifère. Indications climatériques fournies par la flore.

Vu et approuvé ;
Lille, le 26 septembre 1908,
Le Doyen,
B.-C. DAMIEN.

Vu et permis d'imprimer :
Lille, le 30 septembre 1908,
Pour le Recteur,
L'Inspecteur d'Académie délégué,
P. DUBUC.

LILLE. — IMP. L. DANEL.